ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XVI ВЫП. 4
VOLUME XVI FASC. 4

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
НКЗ СССР · БИОМЕДГИЗ · МОСКВА · 1937

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVI
ВЫПУСК 4

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

НКЗДРАВ СССР. ГОСУДАРСТВЕННОЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ И МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА—1937

Ответственная редакция: **С. А. Зернов, Л. Б. Левинсон**

Сдан в производство 16.VII.1937 Техн. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 14.X.1937 Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита Б—31016. Биомедгиз 309. 12 п. л. 18 авт. л.

Емк. п. л. 62 000 зн. Заказ 1042 Тираж 1 725 экз.

15-я типография ОГИЗ треста «Полиграфкнига». Москва, Мал. Дмитровка, 18

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ДАРВИНИЗМ И ЭКОЛОГИЯ

С. А. Северцов

Из Института эволюционной морфологии имени акад. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Чарльз Эльтон (Ch. Elton, 1927) писал, что экология есть новое обозначение для весьма старой отрасли знания. Он находит экологию не только у Аристотеля, с которого принято начинать историю всякой биологической дисциплины, но и у дикарей каменного века, которые, несомненно, хорошо знали экологию животных, за которыми охотились. Правильнее, однако, начинать историю современной экологии с начала XX века, когда появились первые сводки Адамса, Шельфорда и др., когда в 1913/14 г. были основаны в Англии и Америке экологические журналы и общества. Авторы книг по экологии пишут, что ее цели и задачи были указаны Э. Геккелем в 1866 г. В настоящее время мы находим большое разнообразие мнений в определении задач экологии и неясностей в разграничении ее от смежных дисциплин. Эволюционным учением, с которым неразрывно связано имя Геккеля, современная экология почти не интересуется; некоторые авторы, например, Шельфорд, определенно высказывались против постановки экологией эволюционных проблем. Другие относятся к ним безразлично. Очень немногие, как Эльтон и Кашкаров, посвящают эволюции отдельные главы или даже книги. На дискуссии, состоявшейся в Ленинграде в 1935 г. (Советская ботаника, кн. 3, 1935), за исключением акад. Келлера, выдвинувшего несколько эволюционных вопросов, связанных с экологией растений, никто не коснулся проблемы экологии и эволюции и никто не упомянул имени Дарвина. Как показывает пример Эльтона современный эколог, подходя к эволюционным проблемам, имеет в виду прежде всего генетику, которой Геккель не занимался, и ничего не говорит о филогении. Большинство авторов, вслед за Геккелем считает, что экология изучает отношения между организмом и средой. Чулок (Tchulock, 1910) считает основной проблемой экологии изучение приспособлений. В советской литературе ту же мысль отстаивал Парамонов (1933). Многие возражали против этой точки зрения, но нет сомнения, что проблема приспособленности организмов к среде стоит перед всеми экологами. Так, например, Кашкаров (1931) подробно разбирает понятие „жизненной формы“, которая есть „тип приспособлений“, и говорит, что экология есть наука, изучающая „реакции организмов как отдельных видов, так и группировок организмов, называемых сообществами (биоценозами), на окружающую среду, реакции, носящие большей частью характер приспособления к местообитанию“ („Среда и сообщество“, 1931). В этой тенденции экологи идут навстречу некоторым течениям эволюционной морфологии, также поставившей проблему приспособления организма к условиям существования.

Наконец, и в советской, и в заграничной литературе усиленно подчеркивается связь экологии с хозяйственными вопросами; по Форбсу, „экология—это та часть каждой биологической дисциплины, которая имеет непосредственное отношение к человеку“ (цит. по Кашкарову, „Среда и сообщество“). Книга Фридерикса названа „Эко-

логические основы прикладной зоологии и энтомологии". Первая часть учебника дендрологии проф. Сукачева (1934) содержит очерк экологии и биоценологии растений. Свой наиболее интересный фактический материал экология получила при разработке практических задач, связанных с рыболовством, охотничьим хозяйством, прикладной энтомологией, учением о лесе и т. д.

Такое разнообразие в определении задач экологии заставляет нас, прежде чем перейти к основной теме статьи, рассмотреть задачи экологии и разграничить ее от смежных дисциплин. Это рассмотрение непосредственно подведет к поставленным Дарвином эволюционным проблемам.

I. ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ

Вчитываясь в различные определения задач экологии, мы не находим точного и всех удовлетворяющего разделения экологии от смежных дисциплин. Авторы часто говорят о связи между ними, но не дают признака, по которому можно их разграничить. Проф. Кашкаров, например, пишет, что экология проникает своим методом и систематику, и морфологию, и зоогеографию, и физиологию и тем самым делает ее всеобъемлющей, теряющей свою специфичность биологической дисциплиной. Ботаники пишут не столько об экологии, сколько о биоценологии, и отводят первой подчиненную роль. Употребительны термины синэкология, аутоэкология, но, насколько можно судить, наибольшие затруднения возбуждает вопрос о соотношении с физиологией. Многие биологи, изучая чисто физиологические проблемы на диких животных, считают, что они занимаются экологией. Одной из причин, вызывающей такое смешение, является классификация биологических наук, которую дал Геккель в книге Generelle Morphologie, 1866 г., и развивал в последующих сочинениях. Мы приводим систему наук Геккеля по 3-му изданию статьи „Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie“, 1902, появившейся впервые в Jenaische Zeitschrift, Bd. 5, 1870. Си-

Табл. системы наук Геккеля, 1870

Морфология животных или учение о форме животных				Физиология животных или учение о жизненных отношениях животных			
I. Анатомия: учение о строении животных, сравнительная анатомия		II. Зоогения, история развития животных		III. Эргология, физиология функций животных		IV. Перилогия, физиология отношений	
Тектология, учение о строении, гистология, органология, бластология, кормология	Проморфология, учение об основных формах, геометрическая идеальная основная форма и реальная форма	Онтогения, история зародышевого развития	Филогения, история рода, палеонтология, генеалогия, естественная систематика	Физиология вегетативных отправлений, обмен веществ, питание, переваривание, дыхание, кругооборот веществ, размножение	Физиология животных отправлений, восприятие, движение, воля, представление, духовная жизнь	Экология, учение о местообитании, экономика, жилище, отношение к другим организмам паразитам	Хорология, учение о распределении животных в пространстве, география и топография животных, странствование их

стема Геккеля имела большое влияние на взгляды зоологов. Чулок (1910) отмечает, что каждый автор, писавший о классификации наук, исходил из какой-либо общей идеи, освещавшей для него всю сумму знаний. Для де Кандолля такой идеей была естественная система организмов, для Шлейдена — учение о клетке как основе живых существ, для Геккеля—идея трансформизма. Чулок пишет, что Геккель исходил из представления об единстве силы и материи (Stoff und Kraft). Статика = форма сближается с материей, динамика = сила—с функцией. Статика = форма изучается морфологией, функция = динамика — физиологией. Отсюда деление зоологии на морфологические и физиологические дисциплины.

Мы видим, что Геккель строит свою систему дихотомически. Зоология делится на морфологию и физиологию. Морфология распадается на анатомию и зоогению. Первая исследует строение животных; вторая изучает историю эмбрионального развития (онтогения) и историю рода (филогения); в последний отдел отнесены, кроме того, палеонтология, генеалогия и естественная систематика организмов. Можно было бы указать ряд несообразностей этой схемы. Так, например, палеонтология, изучая строение вымерших животных, должна относиться к сравнительной анатомии или тектологии Геккеля, хотя она получает и данные для установления времени появления в истории земли данной формы, которых сравнительная анатомия не дает. В то же время сравнительная анатомия позволяет делать филогенетические выводы. Естественная систематика, отнесенная к филогении, имеет иной характер, чем другие дисциплины этой группы. Поэтому проще говорить, как делают теперь, об эволюционной морфологии, пользующейся данными сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии.

В книге „Generelle Morphologie“ Геккель делил физиологию на: физиологию питания и обмена веществ, физиологию размножения, физиологию отношений частей животного друг к другу и физиологию отношений животного к окружающей среде (экология). О последней Геккель пишет (Generelle Morphologie, т. II, стр. 286): „Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организма к окружающему миру, куда мы причисляем все условия его существования (Existenzbedingungen) в широком смысле. Они отчасти органической, отчасти неорганической природы, но как те, так и другие, как мы ранее показали, имеют огромное значение для формы организмов, так как они ее принуждают (zwingen) к себе приспособляться“. В статье 1870 г. классификация наук изменена.

Физиология животных делится на эргологию, подразделенную на физиологию вегетативных отправлений и физиологию животных отправлений и перилогию—физиологию отношений, которая распадается на экологию и хорологию или зоогеографию.

Чулок отмечает, что Геккель логически не обосновал своего разделения физиологических дисциплин. Действительно, нетрудно видеть, что экология и зоогеография и по объекту, и по методу резко отличаются от физиологических дисциплин.

Ни один физиолог, изучая функции нервов и мышц, не интересуется вопросом, как куропатка прячется от хищника. Присоединение экологии и зоогеографии к физиологии объясняется стремлением автора во что бы то ни стало втиснуть в дихотомическую схему все зоологические науки. Чулок, отмечая заслугу Геккеля, введшего в систему зоологических наук эволюционные дисциплины, считает, что построение системы зоологических наук имеет целью не классификацию явлений органического мира, но систематизацию дисциплин, занимающихся этими явлениями. Разбирая установившиеся подразделения наук, он отказывается от дихотомической

схемы „морфология и физиология“ или „экспериментальные и описательные науки“, и в 10 главе своей книги указывает 7 проблем исследования и соответственно 7 основных биологических дисциплин, разработка которых необходима для полного представления о предмете. Вот перечень этих наук:

1. Разделение организмов на группы по степени сходства (классификации, таксономия).
2. Закономерности форм (морфология).
3. Жизненные процессы в организмах (физиология).
4. Приспособления организмов к внешнему миру (экология).
5. Распределение организмов в пространстве (хорология).
6. Появление организмов в истории земли (хронология),
7. Происхождение живых существ (генетика).

Схема Чулока во многих отношениях лучше схемы Геккеля. Прежде всего мы должны отметить правильность идеи, что только синтез всех биологических дисциплин дает полное знание о предмете. Разделение дисциплин носит служебный характер удобства организации исследования. Чулок требует, чтобы проблема одной дисциплины не совпадала с другой, но чтобы каждая подходила к предмету со своей собственной точки зрения. Чулок не мог найти больше 7 биологических проблем, но отметил, что это число может в дальнейшем измениться. Нас не вполне удовлетворяет система Чулока. Он, например, упускает генетику в установившемся смысле слова, т. е. учение об изменчивости и наследственности животных и растений. Генетика в его понимании есть учение о происхождении систематических групп организмов. Науки хронологии, как известно, нет, и вопрос о времени появления в истории земли той или другой формы решается многими дисциплинами вплоть до геохимии. Мы из осторожности воздержимся от определения числа биологических проблем, тем более что в нашу задачу не входит полный критический разбор существующих классификаций наук. Мы затрагиваем, этот вопрос поскольку это необходимо для определения места экологии. Чтобы удобнее выяснить наше понимание ее задач и отношение к другим дисциплинам, рассмотрим некоторый вымышленный пример. Предположим, что получена достаточно полная коллекция животных из отдаленной страны. Первой задачей исследователя является классификация материала. Исследуя экземпляры коллекции, мы можем выделить и описать новые виды, подвиды, роды, семейства, может быть, отряды и классы. Это дело таксономии, но такой первоначальной систематизации материала, конечно, недостаточно; необходимо изучить строение животных и их индивидуальное развитие. Для многих беспозвоночных изучение индивидуального развития необходимо для определения места в системе. Сравнивая строение взрослых и эмбрионов представителей различных систематических групп, мы должны будем обсудить проблемы гомологии, аналогии и другие вопросы сравнительной анатомии. Предположим, мы выполнили такое сравнительное исследование, знаем строение наших животных и устройство их органов, но, очевидно, функция этих органов остается неизвестной.

В некоторых случаях о функции можно догадываться по строению органа, в других требуется поставить эксперименты или произвести прямые наблюдения на живых объектах. Очевидно, что такое исследование есть предмет особой дисциплины—физиологии. Насколько важна функция для полноценного знания о животном, видно на примере желез внутренней секреции: гистологическое и анатомическое строение этих желез было известно, но только открытие функции дало правильное представление об их роли в организме, что и сказалось на различных областях биологического знания.

Дальше, естественно, возникает вопрос, где живут формы, которые мы изучили с систематической, морфологической и физиологической стороны. Это знание мы можем получить из этикетки, которой снабжены экземпляры коллекций, но не из исследования самих животных, следовательно, оно добывается иным путем, чем тот, о котором мы говорили раньше. Для описания подвидов знание географического распространения считается необходимым. Таким образом, оказывается, что даже для первоначального исследования требуется синтез таксономии и зоогеографии. Можем ли мы считать достаточными знания о данной систематической группе, пока не известен биологический смысл свойственных ей особенностей. Очевидно, для установления этого смысла необходимо специальное исследование отношений животного к тем природным условиям местности, в которой оно найдено, в которой живет данная форма.

Музейная коллекция, лабораторный эксперимент или зоологический сад иногда дают наводящие указания по аналогии, но никоим образом не могут заменить полевых исследований.

Изучение отношений вида к среде требует знания как самого организма, его строения, функций его органов, так и природы местности, в которой он живет и которая, в данном случае рассматривается как среда. Метеорология изучает климат безотносительно к животным, но ее данные оказываются нужными, используются экологами для анализа отношений организма и среды. Только исследование отношений вскрывает, что активно действующий орган и пассивно существующая особенность (например, окраска), которые систематик рассматривает как признаки и пользуется ими для различения систематических групп, являются приспособлениями, целесообразным устройством животного, отвечающим условиям среды, в которой оно живет. Совершенно ясно, что окраску мы можем оценить как покровительственную, только наблюдая животное в природе, зная его врагов и способы их нападения. Исследование отношений может вскрыть, что данный, характеризующий систематическую группу признак не является приспособлением. Так, серая окраска крота оказывается не имеющей приспособительного значения, так как крот живет под землей. Окраска крови также не является адаптацией, но черный цвет брюшины рептилий есть приспособление. Это выяснилось, когда начали исследовать отношение животных к ультрафиолетовым лучам.

Более сложный случай мимикрии требует знания: 1) отношения между мимикрирующим видом и тем, которому он подражает; 2) числового соотношения между этими видами и 3) отношения хищников к каждому из них. Только выяснив все это, мы можем сказать, что облик мимикрирующего вида является приспособлением, причем меньшая плодовитость подражающего вида (как указал Фишер) является условием развития мимикрии.

Таким образом, мы пришли к выводу, что существует особый предмет исследования: изучение отношений организма к условиям окружающей среды, не совпадающий с объектами исследований других биологических дисциплин.

Таким образом, Геккель, задачей которого было вскрыть факторы реального исторического образования животных, совершенно правильно усматривает необходимость дисциплины, изучающей отношения организма и среды. То обстоятельство, что мы можем трактовать признак систематической группы как адаптацию, только предварительно изучив их взаимоотношение, заставляет признать, что Геккель правильно определил предмет экологии как исследование отношений к биотическим и абиотическим факторам этой среды.

В своей работе эколог не может не считаться с тем, что формы адаптированы к среде, но это не значит, что его предметом является изучение приспособлений как таковых. Из определения экологии Геккеля видно, что, говоря об отношениях организмов к условиям среды, он, несомненно, имел в виду учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе. В дарвинизме издавна различают доказательство самого факта эволюции, который теперь является общепризнанным, и учение о борьбе за существование и подборе, объясняющее этот процесс. Дарвин нашел (1), что организмы изменчивы и что вариации передаются от родителей детям, и (2) что в природе имеется борьба за существование, организмы погибают в больших количествах, и сделал из этого вывод, что особи, которые, благодаря полезным вариациям, более способны выдерживать борьбу за существование, живут дольше и оставляют больше потомства, наследующего полезные признаки родителей.

Тем самым Дарвин объяснил целесообразное строение животных, выбил почву из-под теологического объяснения целесообразности в природе. Важность этого момента в учении Дарвина была немедленно отмечена Марксом и Энгельсом. Данное Дарвином материалистическое объяснение целесообразности в живой природе требует дальнейшей разработки. Отсутствие таковой открывает путь различным идеалистическим спекуляциям, ведущим к теории предустановленной целесообразности. Значение всякого вновь приобретаемого приспособления заключается прежде всего в том, что оно снижает гибель животных в борьбе за существование. Если эволюционное изменение структуры органа не дает снижения смертности, оно не может считаться приспособлением. Адаптация имеет смысл только в связи с борьбой за существование, а борьба за существование есть не что иное, как особый, открытый Дарвином род отношений организмов и среды. Мы должны его резко отличать от отношений, которые будем называть физиологическими отношениями.

Если мы будем кормить канарейку перцем, ее оперение приобретет красный цвет. Если бы в результате определенных условий, например, недостатка другого корма, канарейки в природе питались бы перцем и красная окраска была вредной в борьбе за существование, то или птицы были бы уничтожены хищниками, или у них выработалась бы способность и при питании перцем сохранять желтую окраску. Приспособление будет заключаться в изменении реакции организма на определенное физиологическое воздействие среды под влиянием отношений борьбы за существование.

То, что многие экологи работают над такими физиологическими проблемами, как влияние температуры на скорость индивидуального развития или число генераций мух и бабочек, создает иллюзию трудности разграничить предмет физиологии и экологии. В действительности, производя эти исследования, эколог занимается не экологией, а физиологией. Чтобы понять взаимодействие определенного вида и среды, ему нужно знать свойства вида и он делает предварительное физиологическое исследование. Климат местообитания он изучает или сам, или просто берет из работ метеорологических станций. Но эти предварительные исследования не снимают экологической проблемы, проблемы борьбы за существование, которую данный вид ведет в природе, борьбы за существование, которую эколог-практик должен усилить, чтобы подавить вредные, или ослабить, чтобы размножить полезные виды. Если не сделать этого различения, то окажется, что исследователь, работая в лаборатории, занимается физиологией, а если он перенесет свои приборы и будет работать в поле, то он превращается в эколога. Одного интересуют жизненные отправления единичной особи, другого популяция этих

особей, именно потому, что один занимается физиологией, а другой— борьбой за существование.

Можно привести и еще одно доказательство того, что специфической проблемой экологии является изучение борьбы за существование, результатом которой, по Дарвину, является образование приспособлений организма к среде. Для этого надо вспомнить третью главу „Происхождения видов“ Дарвина; его примеры борьбы за существование целиком и полностью относятся к той области знания, которую мы называем экологией.

Именно то обстоятельство, что истинным предметом экологии является изучение борьбы за существование, отражающееся на всех сторонах деятельности и строении животных, их приспособленности к среде, делает нам понятным, почему Д. Н. Кашкаров утверждает, что экология проникает своим методом все биологические науки, а Чулок и др. считают, что предметом экологии является изучение приспособлений.

Недоразумения, имеющие место в понимании формулированных Геккелем задач экологии, с нашей точки зрения объясняются тем, что Геккель, определив задачи этой науки, не дал экологических исследований, а занялся изучением филогенеза животных. Сложные проблемы филогенеза поглотили внимание сравнительных анатомов и палеонтологов. Их материал не давал непосредственных данных для суждения о борьбе за существование. Затем началась реакция против филогенетической школы, интересы биологов обратились к экспериментальным исследованиям в области генетики и механики развития, и они, интересуясь физиологическими процессами в организме, забыли о проблеме приспособления к среде. Одновременно обозначилась реакция против дарвинизма вообще, и намеченная Геккелем связь между филогенетическим направлением эволюционной морфологии и экологии утратилась. Связь со средой стали мыслить только с точки зрения функции, а реальная жизнь животных, составляющих всегда некоторое множество,—популяцию, в которой имеют место процессы гибели и размножения, как-то выпали из поля зрения ученых. Это объясняет сдержанное или отрицательное отношение многих механиков развития и палеонтологов к дарвинизму и распространение ламаркизма ортогенеза и других теорий эволюции, творцы которых забывают о борьбе за существование. Отрыв современной экологии от традиции Геккеля и эволюционных теорий является доказательством того, что ее корни надо искать не в эволюции, а в так называемых прикладных дисциплинах: прикладной ихтиологии, энтомологии, учении о типах леса и тому подобных дисциплинах, вызванных в конце XIX, начале XX века к жизни развитием новых экономических задач.

Во времена Дарвина борьба за существование не изучалась, так как тогда не было необходимых экономических предпосылок для таких исследований. Сведения о борьбе за существование начали накапливаться только в самое последнее время, когда народное хозяйство потребовало изучения факторов, от которых зависит численность полезных диких животных и вредителей сельского хозяйства. Даже такие теоретические работы, как исследование Вольтерра (Wolterra) или работы Гаузе, вызваны чисто практическими вопросами, поставленными рыбным промыслом или борьбой с вредителями сельского хозяйства.

В конце XIX века стало заметно истощение лесов и пастбищ. Обеднение пресных вод Европы рыбой наметилось в 90-х годах. Позже возникла острая нужда в борьбе с грызунами и насекомыми—вредителями культурных растений, так как сельскохозяйственные культуры на огромных пространствах вытеснили естественные сооб-

щества и внесли большие пертурбации в фауну. Разрешение этих хозяйственных задач потребовало изучения не только единичной особи как представителя вида, но строения и жизни целых растительных сообществ и популяции животных, которое раньше не производилось, потому что в нем не было нужды. Зоолога, систематика или морфолога интересует представитель „вида“, а не популяция. Для медицины нужно знать целебную траву, уметь ее найти и определить, - -это дело флориста, но для организации правильного лесного хозяйства или разрешения пастбищной проблемы нужен эколог или биоценолог. Эти области исследования первоначально именовались учением о типах леса, гидробиологией или сельскохозяйственной энтомологией. В связи с известной обособленностью так называемых „прикладных“ научных и учебных учреждений от университетов последние как бы не замечали работ биологов-практиков, пока не накопилось так много нового, теоретически важного материала, что не включать его в систему академических университетских дисциплин стало невозможно. Новое направление стали именовать термином Геккеля — экология. Интересно, что наименование Геккеля привилось только для части дисциплин. Мы совершенно спокойно и теперь говорим о гидробиологии или паразитологии, проблематика которых нисколько не отличается от проблематики экологии.

Нам важно подчеркнуть, что поставленная Геккелем теоретическая проблема оказалась именно той, разработки которой требует практика. Принципиальная возможность изменить животных на пользу человека, изменять состав фауны и флоры в природе дается только эволюционным учением. Она немыслима при теории постоянства видов. Для того чтобы управлять процессами морфогенеза, надо изучать законы эволюции. Они даются только синтезом дисциплин, на которые распалась биология после Дарвина. Часто думают, что основные эволюционные проблемы сводятся к генетике, которая изучает изменчивость и наследственность. В действительности, не менее существенны проблемы морфогенеза и закономерности борьбы за существование. Пока не была поставлена практическая задача создания новых форм, можно было спокойно изучать наследственность дрозофилы, не думая о механике развития или филогенезе животных, и находить чрезвычайно интересные факты и частные обобщения. Можно было строить разные теории, но как только потребовалось применить их на практике, дать теорию изменения организмов на пользу человека, выучиться управлять численностью диких видов, так обнаружилась негодность узкого подхода и недостаточность обобщений, построенных на базе одной дисциплины. В настоящее время все больше выясняется необходимость возврата к основной концепции Дарвина. К этому ведут как исследования школы акад. А. Н. Северцова, изучающей исторические закономерности эволюционного процесса, так и новые течения среди генетиков и экологов. Оставляя в настоящей статье в стороне генетику, мы займемся некоторыми вопросами экологии и филогении.

II. ЭКОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Глубокую, но не осознанную связь между экологией и эволюционной морфологией очень ясно можно видеть при сопоставлении выработанных морфологами понятий параллелизма и конвергенции и экологического понятия „жизненная форма“. Экологической анализ заставляет нас признать, что образование параллельных форм является неизбежным результатом приспособления к сходным условиям. Морфолог, изучая исторические преобразования животных, говорит о параллелизмах; эколог, стремясь найти среди животных и расте-

ний показатели сходных условий среды, создает понятие жизненной формы как типа приспособлений. Оба понятия имеют в виду одно и то же явление. Это с совершенной ясностью вытекает из закона адаптивной радиации Осборна. Изучая филогенез высших позвоночных, знаменитый палеонтолог показал, что родоначальная группа любого систематического значения дает дочерние подгруппы, радиирующие во все стации и биологические зоны, которые они могут занять по своей организации. Первичные насекомоядные дали летающих, лазающих, роющих и прыгающих потомков. От примитивных насекомоядных отделились грызуны, приспособившиеся к питанию растительной пищей. Распространяясь во все зоны, где эта пища имеется, они образовали по строению конечностей и пропорций тела формы, параллелльные насекомоядным, так как они приспособились к тем же горным, лесным, пустынным стациям, не теряя общего типа озубления; появились роющие, лазающие, прыгающие и летающие грызуны. Осборн говорит, что основное значение для вскрытия родственных отношений имеют или зубы—органы захватывания пищи, или конечности—органы движения.

От коготных хищных ответвились копытные, их радиация распространилась на те же зоны, что и радиация грызунов, но копыта позволили им распространиться только по наземным стациям, и мы крайне редко находим среди них формы, приспособившиеся к роющему или лазающему по деревьям образу жизни. Копытные иначе приспособляются к местности и климату, чем грызуны и насекомоядные. Естественно, что приспособления рептилий, млекопитающих птиц к одним и тем же условиям среды будут иные.

При адаптивной радиации имеют место два процесса: 1) процесс прогрессивной эволюции, хорошо прослеженной на зубах и конечностях млекопитающих; эффективность функции этих органов у потомков повышается сравнительно с предками, но это происходит без изменения стации, и 2) процесс дивергентной эволюции, когда имеет место расхождение признаков при расселении потомков общего предка в разные стации. Осборн определенно указывает, что ветви различных кустов радиации, приспособляясь к новым условиям, сохраняют основные черты предка, но дают по другим системам органов формы, параллельные и аналогичные ветвям других кустов радиации. Он напоминает примеры, отмеченные еще Копом: параллельные роды и семейства в группах Arciphera и Firmisternia среди амфибий, параллельные роды в разных семействах ящериц (агамы и игуаны), параллельные группы среди сумчатых и плацентарных. Число примеров можно значительно увеличить, указав аналогичные формы у птиц, параллельные роды и семейства рыб и т. д.

Пожалуй, нет нужды отмечать, что параллелизмы Осборна или Копа представляют собой нечто совсем иное, чем параллелизмы в строении растений, найденные Н. И. Вавиловым, которые являются результатом проявления отдельных генов, тогда как параллелизмы между агамами и игуанами или между сумчатыми и плацентарными летающими белками являются результатом длительной и сложной приспособительной эволюции. Часто явлению параллелизма давали неправильное толкование и основывали на нем различные автогенетические теории эволюции: батмизм Копа, номогенез Берга, ортогенез Эймера. В действительности они истолковываются законом адаптивной радиации Осборна и принципом ортоселекции Плате как результат приспособления к сходным условиям среды под влиянием естественного отбора. Экологи широко пользуются понятием жизненная форма.

По Браун Бланке (цитирую по Кашкарову), „Каждое растительное сообщество состоит из определенного набора жизненных форм.

Каждое местообитание допускает предпочтительно определенные группы жизненных форм и почти или полностью исключает другие. Чем более крайними являются условия местообитания, тем острее действие естественного отбора и тем резче выступают биологические особенности жизненных форм. Поэтому процентное соотношение жизненных форм в сообществе, крайних в отношении борьбы за существование, наилучше выражает экологические отношения к месту обитания". Проф. Кашкаров пишет („Среда и сообщество", стр. 120): „Тип животного, находящийся в полном соответствии с окружающими условиями, мы называем жизненной формой. В жизненной форме, как в зеркале, отражаются главнейшие доминирующие черты местообитания. Можно различать, например, тип нырца, тип землероя, тип древесного лазающего животного. Американские Dipodomyidae и африканско-азиатские Gerbillidae одинаково характеризуют пустыню, и задача экологии выяснить, к какой жизненной форме принадлежат виды, населяющие данное местообитание.

„Не видовой состав, а преобладание соотношений тех или других жизненных форм характеризуют сообщества" (разрядка Кашкарова).

Приведенные выписки показывают, что авторы, ставя перед собою задачу охарактеризовать местообитания, прежде всего обращают внимание на климат местности или стремятся использовать виды животных и растений для его характеристики. Растения больше связаны с факторами климата, чем животные, и ботанику установить эту связь легче, чем зоологу. Под местообитанием оба автора понимают район в целом, а не стацию вида, так как иначе нельзя понять попытки охарактеризовать местообитания вида процентным содержанием жизненных форм.

Кашкаров резко отличает жизненную форму от систематической группы, считает необходимым дать классификацию жизненных форм, отличную от классификации видов. Он возражает против попыток некоторых ботаников дать экологическую классификацию растений, если их система основана на смещении систематического и экологического принципа.

Что же должно обозначать понятие „жизненная форма"?

Для нас очевидно, что замена в вышеприведенной выдержке из Браун Бланке слова „жизненная форма" словом „вид" не меняет смысла цитаты. Мы можем поставить между ними знак равенства. Рассмотрим примеры жизненных форм проф. Кашкарова. В качестве примера нырца автор дает подробное описание баклана. Семейство Phalacrocoracidae насчитывает 36 видов, распространенных в Европе, Азии и Америке. Виды мало отличаются друг от друга и некоторые распространены от Явы до Каспия. Несомненно, что климат на Яве и на Каспии различен, различен и видовой состав рыб, которыми баклан питается, но способ ловли добычи остается неизменным и определяет строение птицы.

Второе семейство отряда веслоногих составляют анхинги (Plotus). Они ловят рыбу ныряя, но не хватают ее, как баклан, а прокалывают острым клювом при помощи быстрого движения длинной шеи. Конечности, хвост, крылья, форма тела сходны с бакланом,

Третье семейство веслоногих — фрегаты (Fregatidae) — также питаются рыбой, но ловят ее налету и отбивают у других птиц. Общим для всех семейств является питание рыбой, но способы добывания разные: у фрегата они напоминают питание поморников из семейств чаек. Мы видим, что три семейства различаются не стацией, а способом ловли добычи.

Можно отметить, что интересная статья Колесникова (1935), из которой Кашкаров берет пример баклана, является в сущности ти-

пичной морфологической работой. Автор, правда, не пользуется эмбриологией, не изучает филогенеза, но дает подробный сравнительно-анатомический разбор строения и функции различных частей скелета водных птиц.

Рассмотрим другие примеры Кашкарова. Как жизненную форму „землероев“ он приводит крота, златокрота и сумчатого крота. Можно добавить сюда же слепушенку, цокора и слепыша. Подземный образ жизни сказывается на форме их тела, редукции хвоста и некоторых других признаках, но есть и существенные различия. Златокрот и сумчатый крот, дериваты радиаций сумчатых и насекомоядных, в сухую почву. У обоих мы находим огромный коготь среднего пальца, который играет роль заступа. У обычного крота, деривата другой ветви насекомоядных (крот-выхухоль), приспособлявшихся к влажной почве, лапа иного строения. Слепыш вгрызается в землю, у него особенно сильно развиты зубы, но когти сходны с когтями полевок. У цокора зубы нормальные, но когти роющие. Жизненная форма землероя, таким образом, распадается на несколько форм, различающихся как способом рытья, так и составом питания. Каждый землерой является представителем особого семейства или хорошо обособленного рода; ближайшие родичи каждого, оставаясь грызунами или насекомоядными, добывают пищу иначе и в других стациях. Эти формы сначала приспособлялись к разным родам пищи, а затем перешли к подземному образу жизни и по-разному приспособились к нему.

Тушканчики и песчанки, по Кашкарову,—жизненные формы пустыни, но тушканчики Воронежской области совсем не живут в пустыне. Это грызуны, приспособившиеся к питанию сочными луковицами в открытой местности. В поисках корма им нужно далеко уходить от норки и быстро достигать ее при опасности. Таким образом, приспособление к определенной пище привело тушканчика к строению органов движения, аналогичному строению конечностей насекомоядного—капского прыгунчика, о котором, впрочем, Кашкаров не упоминает, а затем тушканчики распространялись всюду, где есть подходящий корм, в том числе и в пустыне.

Мы видим, что параллельные формы морфологов и жизненная форма экологов действительно обозначают одно и то же явление. Жизненные формы, если сохранять этот термин, различаются не высшей степенью гармонии с данным комплексом условий, как говорит Кашкаров, но способом приспособления. Существенно, что баклан приспособляется к ловле рыбы, как птица, а не как млекопитающее, от которого произошел дельфин, и не как наземный ящер, потомки которого превратились в ихтиозавров.

В понятии систематической категории мыслится положение той или другой группы животных в системе животных. В понятии параллелизма или конвергенции—сходство, не зависящее от кровного родства. В понятии жизненная форма внимание центрируется на особом, специфичном именно для определенной систематической группы отношении к окружающей среде, отношении, зависящем от всей конституции и поведения животного, от типа его приспособлений, всей его предшествовавшей эволюции.

В разных стволах появляются ветви, параллельные и аналогичные, как говорит морфолог, образующие тем более сходные жизненные формы, чем ближе было систематическое положение предков. Затруднения Фридерикса, Кашкарова и других экологов возникают именно потому, что, выделяя жизненные формы и пытаясь дать их классификацию, они не принимают во внимание филогенетических отношений. Если мы учтем эти отношения, то экологическая классифи-

кация жизненных форм совпадет с естественной системой организмов, которая должна строиться на основе филогенетического развития животных.

Вопрос о жизненной форме ясно показывает связь экологии и эволюционной морфологии. Осборн, устанавливая свой закон адаптивной радиации, не говорит о том, почему происходит расселение животных, но доказывает, что группы позвоночных расселяются в разные жизненные зоны и, приспособляясь к ним, дают сходные жизненные формы.

Возникает вопрос, как может быть, что форма, приспособленная к одним условиям, переходит к другим, хотя еще не имеет соответствующих приспособлений. Эта проблема, может быть, недостаточно ясно рисуется палеонтологу и сравнительному анатому, но она неизбежно возникает перед экологом, подходящим к эволюционной проблеме. Ее ставят Эльтон в книге „Экология и эволюция" и Кашкаров в 10-й главе книги „Среда и сообщество".

Начнем с Эльтона. В 1931 г. Ч. Эльтон опубликовал книгу „Экология и эволюция". В первой главе этой книги он разбирает вопрос о регуляции численности, во второй о миграциях, в третьей, озаглавленной „Реальная жизнь животных", рассматривает эволюционные проблемы. Эльтон цитирует исследования Ричарда и Робсона (Richards and Robson), не нашедших при детальном изучении рода Peromyscus адаптивных признаков, разделяющих подвиды этой группы. Отсюда он делает заключение, что проблема видообразования отлична от проблемы адаптации. Это наблюдение,—пишет Эльтон,— „является наиболее важным шагом в изучении эволюции... То, что оно оставалось неизвестным биологам, свидетельствует об их слепой вере в существующие теории". Считая доказанным это положение, Эльтон строит следующую теорию.

Повторяющаяся с известной частотой массовая гибель животных периодически ослабляет борьбу за существование, и если в числе переживших падеж особей случайно остались мутанты, то, размножившись, они меняют генотипические признаки вида. Новые мутации, по мнению Эльтона, могут и не быть использованными. Если они оказываются неблагоприятными для жизни в прежней местности, то животные мигрируют, подыскивая себе подходящую обстановку. Нам представляется, что постулируемое им ослабление борьбы за существование после падежа едва ли правильно. Правда, можно думать, что разреженному населению легче отыскивать пищу, но многие экологи, в том числе Фридерикс, указывают, что размножение животных редко лимитируется недостатком пищи.

Между тем другие моменты борьбы за существование после падежа приобретают еще бо̀льшую остроту. Массовая гибель растительноядных резко уменьшает количество пищи хищников. Голодая, они начинают усиленно преследовать оставшихся в живых. Следовательно, если и имеет место ослабление некоторых форм борьбы за существование после эпизоотии, то она же вызывает усиление других. Эльтон предполагает, что после эпидемии могут появиться новые мутации и изменить генотипический состав вида. Эпидемии начинаются, когда плотность населения в результате естественного размножения достигает максимума. Именно плотность населения при прочих равных условиях обусловливает распространение инфекции. Следовательно, последние предэпизоотийные генерации произойдут от наибольшего числа производителей и образуют наиболее разнообразный генотипический состав вида. Конечно, нужны специальные исследования для того, чтобы установить, меняет или нет этот состав эпизоотия, поскольку при эпизоотиях отбор должен итти по

иным признакам, чем при норме, у нас нет оснований думать, что они могут изменить генотипический состав популяции.

Сходные взгляды в советской литературе были высказаны Дубининым и Ромашевым (1934) под названием теории генетикоавтоматических процессов. Обе теории основаны на недостаточном анализе форм борьбы за существование. Отказываясь признать общий принцип, управляющий появлением видовых и родовых признаков, Эльтон идет по следам Копа, Филипченко и других теоретиков, не занимавшихся изучением отношений организмов и среды в природе, но не рассматривает возражений, которые встретили их взгляды.

Кашкаров вопросам эволюции посвящает 10-ю главу книги „Среда и сообщество". Он перечисляет в ней ряд экологических проблем. Такие проблемы, как темпы размножения видов в связи с биотическим потенциалом, явления миграции, эцезиса[1], борьба за существование и процессы отбора в природе, роль изоляции при образовании новых форм и т. д., имеют действительно огромное значение для эволюционной теории. Связь между экологией и эволюцией прекрасно иллюстрируется хотя бы тем местом, где автор излагает взгляды Вл. Ковалевского на эволюцию копытных в связи с образованием степей третичной эпохи. Кашкаров приводит интересные примеры адаптивных различий в мелких систематических группах видов и подвидов Dipodomis и Passerella из работ Гриннеля и Линдсделла, что указывает на известную поспешность выводов Эльтона, основанных на работе Ричардса и Робсона.

Экологическую сторону эволюции Кашкаров представляет следующим образом. Орогенетические процессы в земной коре вызывают изменение внешней среды, которые стимулируют мутационный процесс. Возникают летальные, полезные и безразличные геновариации. Летали погибают, безразличные могут удержаться при изоляции группы, полезные сохраняются. Новые условия предъявляли новые требования, менялось направление отбора, что и приводило к дивергенции видов. Для объяснения заселения ими новых местообитаний Кашкаров привлекает не теорию миграций, как Эльтон, а принцип ле Шателье, по которому виды под влиянием внешних условий могут получать полезные, но не наследственные изменения, которые обеспечивают им возможность существовать и в дальнейшем выработать при помощи мутационной изменчивости и отбора приспособления, необходимые в новых условиях. Таким образом, Кашкаров принимает двойственное воздействие среды: 1) физиологическое, когда она стимулирует изменчивость, 2) изменение борьбы за существование и направление естественного отбора.

Однако непосредственно связывать изменение внешних условий при орогенетических процессах и эволюцию нельзя. Еще Осборн отметил, что в мезозое рептилии изменялись весьма интенсивно, а млекопитающие оставались стабильными. В третичную эпоху рептилии менялись мало, но млекопитающие дали огромное количество форм. Следовательно, на одни и те же воздействия среды оба класса реагировали по-разному, и это могло зависеть только от свойств этих классов на разных этапах эволюции. Эволюция протекает во взаимодействии со средой, но разные формы по-разному реагируют на одни и те же воздействия. Всякий процесс индивидуального развития протекает иначе при иных условиях среды, и все дело именно в том, чтобы при данных конкретных условиях он протекал так, как это наиболее полезно для сохранения жизни животного, что зависит от естественного отбора генотипических признаков, поскольку они проявляются в фенотипе. Эту мысль отчасти разъяс-

[1] Эцезисом называется приспособление растения к новому местообитанию.

няет пример с канарейкой, который мы приводили в начале статьи. Принимая во внимание все условия борьбы за существование, едва ли можно думать, что физиологическое влияние на организм абиотических факторов может отразиться целесообразнными изменениями в на его отношении к хищникам или добыванию пищи.

Экология учит, что каждый вид занимает строго определенное место в природе не только по отношению к абиотическим, но и к биотическим факторам среды. Это место в первую очередь определено его приспособлениями и может быть изменено только с изменением этих приспособлений.

А. Н. Северцов создал теорию, являющуюся совершенно новым этапом развития дарвинизма. Он различил, чего до него не делали, морфо- и физиологический прогресс и регресс—изменения организации животных от прогресса и регресса биологического и понял второй как результат первого. Признаками биологического прогресса являются: 1) увеличение количества особей вида, 2) расширение его ареала, 3) образование подвидов, а затем видов и более крупных систематических групп. Биологический прогресс достигается приспособительными эволюционными изменениями морфофизиологического строения вида, которое может итти по пути: 1) ароморфоза, 2) идиоадаптации, 3) дегенерации и 4) эмбриональных приспособлений. Каждое из этих изменений является приспособлением—адаптацией групп к условиям местообитания, но каждое образует особый тип приспособлений.

А. Н. Северцов показывает, что в филогенезе позвоночных происходили смены направлений эволюции: в то время как одни группы шли по пути ароморфоза, другие—эволюировали по пути идиоадаптации. Так получился пошедший по пути ароморфоза прогрессивный ряд форм позвоночных, приведший от рыб через амфибий и рептилий к птицам и млекопитающим. После периода ароморфоза каждая из этих групп давала ветви, направляющиеся по пути идиоадаптации и образовавшие все богатство форм класса.

А. Н. Северцов подробно разбирает морфологическую сторону эволюционного процесса, дает разработанную теорию появления новых филогенетических признаков путем изменения на разных стадиях индивидуального развития (теория филоэмбриогенеза). Его учение о принципах эволюции: смена функций, расширение функций, рудиментация органов, а также развитая им теория корреляций экзо- и эндосоматических органов позволяют понять, как исторически происходило превращение одного органа в другой, часто совершенно иного назначения, причем эти превращения были связаны с изменением условий внешней среды.

А. Н. Северцов не говорит, происходило ли изменение условий от того, что независимо от данной формы изменялись климат и орография местности, или от того, что потомки данной формы расселялись в зоны, которых они раньше не занимали. Во многих случаях, однако, изменение условий, несомненно, связано с расселением. Очевидно, что когда водные формы выходили на сушу или обратно в воду, когда наземные формы делались подземными или жителями пещер, такой переход был возможен только в том случае, если животные уже в прежней зоне обитания имели в скрытом виде приспособление к дыханию, передвижению, отыскиванию пищи в новой среде. В ароморфозах мы имеем тип приспособлений наиболее универсального характера, но можно указать и ряд примеров приспособлений типа идиоадаптаций, пригодных в очень разнообразных местообитаниях. Таковы хотя бы приспособления к полету у птиц или приспособления к движению у змей. Сложность и трудность поставленной проблемы заставляют посвятить ей особую главу.

III. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Прежде всего остановимся на понятии экологической ниши, которое впервые было предложено Гриннелем и Сторером и развито Эльтоном.

В описании структуры биоценозов ниша указывает место вида в природе, его отношение к пище и врагам. Эколог,—пишет Эльтон,—должен воспитать в себе привычку представлять облик животного, его повадки и особенности. По Эльтону, ниша животного в значительной степени определяется его размерами и пищей. В каждом типичном биоценозе мы имеем растительноядных, различающихся величиной (от тлей до оленя). Среди растительноядных разной величины могут быть сделаны дальнейшие подразделения соответственно их способу питания. Эльтон считает, что ниши хищников легче различить, чем ниши растительноядных, и в качестве примера приводит нишу хищных птиц, которые питаются мелкими грызунами и землеройками. В дубовом лесу эту нишу занимает сова, в открытых местах—пустельга. Мы можем различать ниши хищников, которые питаются мелкими млекопитающими, от ниши тех, которые питаются насекомыми.

Эльтон слишком ограничивает понятие, предлагая определять нишу только размерами животного и родом питания. В действительности дело, конечно, сложнее, и ниша определяется, кроме того, отношениями к абиотическим условиям, способом размножения и многими другими моментами, характеризующими жизненную форму. Ниша—это комплекс условий внешней среды, которые воздействуют на животное прямо или косвенно. Таким образом, ниша определяется не всеми условиями местообитания, а только теми, которые существенны для данного вида. В 1934 г. В. В. Васнецов (Экологические корреляции, рукопись) предложил понимать нишу не как комплекс условий среды, а как отношение вида к среде. Нам представляется это определение неудачным, так как отношения могут меняться как при изменении среды, так и вида и при этом нам существенно знать, что именно меняется. Затем в понимании Васнецова этимологический смысл слова ниша слишком резко расходится с содержанием нового понятия. Поэтому мы понимаем нишу как комплекс условий среды, определяемый отношениями данной жизненной формы к этой среде. Давая свое определение Васнецов выдвинул чрезвычайно важный момент, который мы должны принять полностью. Его ниша, понятая как система отношений вида к среде, представляет нечто целостное. С изменением одного из отношений другие отношения вида к среде также должны в той или иной мере измениться. Второй момент, указанный Васнецовым, соответствует развиваемым нами взглядам. Ниша определяется не только особенностями вида, отличающими его от близких видов, но и признаками всей группы, к которой принадлежит вид, например, нишу полевки определяют ее видовые свойства, свойства рода и семейства, отряда и класса, так как чрезвычайно существенно, что она приспособляется как маленькое, теплокровное, животное, одетое шерстью, кормящее детенышей молоком; животное со строением зубов грызуна, питающееся растительными кормами, не как копытное, а именно как грызун. Важность этого положения мы разъясним дальше.

Введя понятие ниши как комплекса условий среды, имеющих значение для борьбы за существование, которую ведет данный вид или шире данная жизненная форма, мы можем сказать, что сменить свою нишу на другую она может, только изменив отношение к среде.

Рассмотрим более внимательно движение населения вида в пределах того местообитания, к которому он приспособлен и где, сле-

довательно, он находится в оптимальных условиях. Тем самым мы яснее поймем, что значит адаптированность вида. Для этого мы должны рассмотреть смертность и естественный прирост населения.

Причины гибели в борьбе за существование могут быть разделены на три основные категории: 1) индивидуальная гибель от хищников, незаразных болезней и случайностей; 2) массовая гибель от заразных болезней (эпизоотии); 3) массовая гибель от стихийных причин, действующих непосредственно или косвенно, вызывая неурожай кормов и тому подобные явления. Каждый вид может существовать только в определенных пределах значений абиотических — физико-химических факторов среды. Так, для каждого вида имеются свои пределы температуры, влажности, интенсивности солнечного освещения, длительности дня и ночи, количества осадков или содержания солей, при которых развивающийся организм приобретает структуру, наилучшим образом отвечающую его местообитанию.

Для каждого вида физиологические отношения определяются географическими границами ареала. Мы знаем виды северные и южные, виды высокогорные и долинные. Не изменяя своих приспособлений, виды могут достаточно широко выходить за гибельные для них пределы распространения общих биотических факторов, пользуясь местными условиями. Так, прямые летние лучи солнца быстро убивают мышей, но, поскольку они живут в тени растений или в подземных ходах, инсоляция для них не имеет особого значения. Те же мыши быстро замерзают на поверхности снега при морозе в 10° и ветре, но в ходах, проложенных под снегом, и имея теплое гнездо, могут не считаться с этим лимитом температуры.

Повидимому, в очень большом числе случаев лимитирующим является не прямое, а косвенное действие климата, которое сказывается через наличие пищи, к которой вид приспособлен, мест гнездовья и пр. В этом отношении интересны прихотливые очертания стаций. Так, например, Промптов (1935) говорит о кружевном ареале дубровника, оляпки и некоторых других форм в непрерывной географической области, которая занята видом. Вне этого кружевного узора стации вид отсутствует. В сущности для всех видов мы имеем не сплошные ареалы, а лишь экологические острова, более или менее тесно расположенный архипелаг местообитаний, заселенный отдельными популяциями вида. Я предложил в свое время для такой, экологически более или менее изолированной популяции термин „стада“, характеризующийся тем, что в каждом стаде процессы размножения и убыли идут независимо от других стад того же вида.

Не меньшее значение для распространения вида имеют и биотические факторы. Вид связан со своим биоценозом цепями питания, убежищем от непогоды и врагов, всем комплексом своих приспособлений. Покровительственные окраски, способы отыскивания пищи и прочие приспособления определяют возможность существования вида именно в этом биоценозе.

В природе наблюдаются периодические колебания климата. Эти отклонения могут быть настолько значительны, что в стации, к которой приспособлены ее обитатели, создаются условия другой стации, к которой они не приспособлены. В тех районах Кавказа, где снега зимой очень глубоки, кабан не водится, хотя летом имеются все условия его существования. На Северном Кавказе летом он заходит в зону ледников, но зимой опускается вниз и держится не выше 4000 футов над уровнем моря, где снега мало. Олень, питающийся побегами деревьев и более высокий на ногах, держится зимой выше этой зоны. В 1930 г. выпали очень большие снега, глубина снего-

вого покрова в долине доходила до метра, для кабана создались условия стации оленя и он почти вымер.

Мы можем представить ареал распространения отдельного стада или вида в целом при помощи схемы. Она состоит из двух концентрических кругов. Средний круг—это зона, где вид находится в оптимуме и находит все необходимое для своего существования. Рождаемость R выше смертности M.

Второй круг ограничивает полосу, где вид может встречаться временно в благоприятные годы, но не может существовать постоянно $R = M$. Вне этого круга лежит зона, где вид не может жить совсем,—это полоса смерти, где гибель всегда превышает естественный прирост $R < M$. На разных участках ареала лимитирующие факторы могут быть неодинаковы—на севере одни, на юге другие. В одном участке граница может быть очень резкой, в другом более расплывчатой. В зависимости от этого промежуточная зона непостоянного существования вида будет у́же или шире. Напряженность борьбы за существование в широком дарвиновском смысле даже в собственной стации вида такова, что всякое повышение интенсивности борьбы, связанное с переходом в другую стацию, ведет за короткий промежуток времени к вымиранию выселившихся особей.

Такой результат имеют миграции белки, леминга, залеты саджи в Западную Европу и тому подобные явления. Гибелью особей, выходящих за пределы своего ареала, и объясняется та тесная связь вида с определенным местообитанием, которой пользуются экологи, чтобы охарактеризовать известную жизненную зону, палеонтологи, чтобы восстановить климат прошлых геологических эпох, зоогеографы для характеристики зоогеографических областей. Она же не позволяет принять теории Эльтона о миграции вида в подходящую стацию и теорию автогенетических процессов Дубинина и Ромашова. Чтобы изменить свою стацию, вид должен приобрести, находясь в прежнем местообитании, те или другие приспособления, и эти изменения должны отразиться на соотношениях особи внутри популяции. Динамика населения видов в природе показывает, как это может произойти.

Мы знаем из работ Перля, Тессье, Мечникова и др., что каждый вид обладает специфичной для него продолжительностью жизни. Мы здесь имеем в виду физиологическую или потенциальную продолжительность жизни—тот возраст, до которого могут дожить особи данного вида, если они не погибают насильственной смертью или от болезней. Перль показал, что эта долговечность наследуется по Менделю. Тессье нашел, что одновозрастное поколение погибает от естественной смертности, связанной с явлениями старения по экспоненциальной, круто падающей кривой. Мне для ряда случаев удалось показать (С. А. Северцов, 1936)[1], что убыль в условиях свободной борьбы за существование также протекает по экспоненциальной кривой, крутизна падения которой зависит от биологических свойств вида.

Сначала рассмотрим смертность взрослых; достигшее половой зрелости поколение (пережившее детскую смертность) в бесконечно малый промежуток времени dt отмирает бесконечно малое количество особей dN. Отношение $\frac{dN}{dt}$ будет выражать скорость отмирания поколения в единицу времени, оно пропорциально численности

[1] В этой работе указана литература, цитированная в настоящей главе.

поколения N в этот момент и коэфициенту убыли $(-K)$. Мы имеем диференциальное уравнение:

$$\frac{dN}{dt} = N(-K).$$

Если, как это и бывает в природе, ежегодно достигает взрослого состояния определенное количество особей, и каждое поколение отмирает по тому же закону, то, нанося на ординате численность поколения, дожившего до возраста 2, 3, 4 и так далее лет, а по абсциссе годы, мы получим возрастную кривую населения. Эта кривая при постоянном K будет совпадать с кривой убыли каждого поколения. Барановым показано на рыбах, а мной на некоторых млекопитающих, что возрастная кривая действительно отвечает выше написанному уравнению отрицательной экспоненциальной кривой[1].

Проинтегрировав полученное диференциальное уравнение и перейдя от чисел к логарифмам, мы получаем следующее выражение: $\lg \frac{N_t}{No} = t \lg(-K)$ или $\frac{\lg No}{\lg - K} = t$. Отсюда легко видеть зависимость между $\lg - K$ и t, т. е. временем, в течение которого происходит отмирание поколения, и коэфициентом убыли в единицу времени. Очевидно, срок, в течение которого происходит отмирание, есть в то же время долговечность вида. В условиях свободной борьбы за существование от животного требуется очень большое напряжение сил. Старость ослабляет животных, и мы принимаем, что в естественных условиях мало особей доживают до предельного возраста, но связь между долговечностью потенциальной и биологической выступает вполне ясно. Зависимость между коэфициентом смертности в единицу времени и долговечностью, которая до настоящего времени рассматривалась только с физиологической точки зрения, позволила нам использовать долговечность как показатель—индекс интенсивности борьбы за существование и дать ему точное математическое выражение. В моих исследованиях 1930—1936 гг. я показал, что в каждой прогрессивно эволюирующей группе долговечность растет в связи с повышением адаптированности, так как появление новых приспособлений означает улучшение условий существования и прежде всего снижение смертности. Это относится и ко взрослым особям, и к молодежи. Только у молодежи математическое выражение сложнее, так как с индивидуальным развитием коэфициент смертности уменьшается, стремясь к величине K, соответствующей взрослым особям вида.

Понятно, что животные могут достигать предельного возраста при наименьшем коэфициенте смертности, т. е. в оптимальных условиях их стации. Чем дальше от оптимума эти условия, тем больше растет коэфициент смертности. Отсюда ясно, что особи, выселяющиеся в окружащую ареал вида зону смерти, как мы ее назвали, погибают с разной скоростью. Вид держится более устойчиво в одних участках зоны и быстро отмирает в других.

Приобретение нового приспособления в своей стации вызывает снижение смертности, более быстрое увеличение плотности населения и учащение связанных с ней падежей от заразных болезней. Учащение падежей влечет более интенсивный отбор иммунных или легче переносящих заразу особей. В результате интенсивность падежей падает в эволюционном ряду и возрастает минимальная плотность населения, при которой заканчивается эпизоотия. Все эти

[1] Для некоторых видов мы предполагаем более сложные типы кривых, но это обстоятельство может усложнить формулы, не меняя значения наших рассуждений.

изменения приводят к повышению ассимптотической средней плотности населения вида и резко меняют соотношение между внутри видовой конкуренцией и прямой борьбой, которые имеют различное значение для дальнейшей эволюции вида.

Дарвин писал, что борьба за существование достигает особой остроты между близкими формами, так как именно между ними имеет место конкуренция за пищу, места гнездовья и т. д. Это положение Дарвина в общем повторяется всеми позднейшими авторами, но никем не было указано самое существенное различие между прямой борьбой и конкуренцией. Конкуренция не вызывает непосредственной гибели особи, хотя заставляет ее замещать недостающее количество жизненных благ другими. Поэтому усиление внутри видовой конкуренции совершенно иначе отражается на эволюционном процессе, чем прямая борьба за существование. Это особенно ясно, когда повышение плотности населения вызвано именно понижением смертности. Животные обычно питаются не одним видом пищи: имеется пища излюбленная, пища по нужде, пища случайная. Мы знаем, что если в водоеме поместить молодь леща вместе с молодью окуня или угря, что делали в прудовых хозяйствах, то окунь и угорь не поедают леща, но оттесняют его от питания излюбленной донной пищей. Лещи переходят от питания бентосом к питанию планктонными организмами. Это отражается на темпах их роста, приводит к изменению внешнего вида (экстериера), но не вызывает вымирания леща. Птицы часто гнездятся не в обычных условиях, а иногда выбирают, казалось бы, совершенно неподходящие места и успешно выводят детей. Так, в дельте Волги кряковые утки иногда строят гнезда на деревьях. Вид обладает известным запасом адаптированности, позволяющим ему переживать трудные моменты. Легко себе представить, что под влиянием усиления конкуренции, вызванной снижением смертности, вид или разные стада, из которых он слагается в зависимости от своего окружения, переходят на постоянное питание прежде случайной или викарной пищей, на викарные гнездовья и т. д. Этим создается стимул для расселения и изменения направления отбора в новой стации. Выше мы говорили, что расселение за пределы стации невозможно, так как ее ограничивает зона смерти, но появление нового приспособления, защита от хищника или большая быстрота, позволяющая лучше ловить добычу, усовершенствование органов чувств, органов усваивания пищи, зубов, конечностей, приобретения роговой выстилки желудка (общий признак семейств мышей) и т. д. позволяют виду перейти границу своего местообитания и расселиться в соседних, поскольку новое приспособление является приспособлением к условиям, имеющим место не только в своей собственной, но и в смежных зонах. Если это условие широко распространено, то вид будет радиировать в разные стации на разных участках границы своего ареала. В противном случае радиация суживается. Возможен, конечно, случай, когда вид не имеет в силу характера приспособления или в силу отсутствия подходящих смежных стаций возможность радиировать, тогда равновесие между изменившимся соотношением конкуренции и прямой борьбы за существование разрешается уменьшением плодовитости. Мне удалось показать, что в каждом классе и отряде позвоночных такое снижение плодовитости действительно имело место при снижении смертности, а в некоторых группах, наоборот, происходило повышение плодовитости при усилении смертности взрослых (С. Северцов, 1936).

В первом случае вид делается более долговечным и устойчивым, так как амплитуда флюктуаций численности снижается, во втором — эти колебания усиливаются. Ход эволюционного процесса различен

в зависимости от причин изменения. Повышение смертности от стихийных причин вызывает повышение плодовитости вида. Если же повышается истребление хищниками в результате прогрессивной эволюции последних, то происходит повышение адаптированности вида в том направлении, в котором уже шла его эволюция, но, повидимому, без повышения плодовитости. Это следует из того, что естественный прирост численности хищников регулируется количеством добычи и не может возрасти так, чтобы существенно снизить количество растительноядных, которыми они питаются.

Поняв приспособление как морфофизиологическое изменение организма, снижающее смертность, изменяющее установившееся соотношение конкуренции и прямой борьбы за существование, мы приходим к выводу, что самое приобретение приспособления изменяет отношение вида к среде, создает и стимул к расселению, и возможность заселить новые местообитания; жизненная форма, изменяясь, изменяет свою нишу. Характер приспособления определяет комплекс стаций, которые может занять измененная форма, в которых новое приспособление действительно. Прослеживая признаки групп различного таксономического значения, мы можем убедиться, что в основе радиации класса млекопитающих стоят формы, приобриотшие приспособление типа ароморфоза, отличающие их от рептилий. В основе радиации отрядов или семейств лежат идиоадаптации, приспособления, к тому или другому роду пищи (грызуны, насекомоядные) или движению (копытные). Расселение, дивергенция, определяется эволюцией приспособлений в той стации, где вид живет, но также действительных—снижающих смертность в смежных стациях. Мы могли бы иллюстрировать сказанное многими примерами, но это бы слишком удлинило статью и мы переходим к общим выводам.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 1-й части статьи мы определили основную проблему экологии как исследование борьбы за существование, во 2-й и 3-й части в очень краткой и схематичной форме попытались поставить и наметить решение той основной проблемы, которую выдвинула современная экология перед эволюционной теорией, которая не была достаточно оценена морфологами. Вопрос, поставленный экологией, заключается в том, как возможно для вида, занимающего определенное место в биоценозе, заселяющего стацию, к которой он приспособлен, перейти в другую стацию, занять другую нишу, не имея тех специальных приспособлений, которые могут выработаться только, когда вид уже вселился в эту стацию. Мы поняли приспособление прежде всего как изменение структуры организма, снижающее смертность. Это снижение смертности может иметь место не только в его стации, но и в смежных, поскольку отдельные моменты внешней среды имеют более или менее широкое распространение. Приспособление к одному условию может компенсировать более высокую смертность, вызванную неприспособленностью к другим. Повышение адаптированности, снижая смертность, повышает конкуренцию между особями вида и стимулирует расселение. Это представление позволяет разрешить и затруднение, которое испытывает большинство авторов, когда пытается объяснить образование новых видов, принимая, что анализ мелких систематических групп не дает возможности уловить адаптивного характера видовых и подвидовых различий.

Эти затруднения заставляют их прибегать к таким мало вероятным построениям, как теория миграции и выбора среды, говорить о снижении интенсивности борьбы за существование после падежа, чего в действительности нет, и т. д.; конечно, может быть,

что отсутствие адаптивных различий объясняется тем, что их искали не в той системе органов, которая претерпела адаптивные изменения.

Гриннелю, например, удалось найти различия между видами Dipodomys, причем оказалось, что виды засушливых зон, поросших более редкой растительностью, отличаются не приспособлениями к сухости климата, а прогрессивным развитием органов чувств (уха), позволяющим на более далеком расстоянии услышать врага.

Но подвиды и виды могут, действительно, не различаться между собой адаптивными признаками именно потому, что адаптивное изменение имело место раньше. Оно отличает все дочерние подвиды вместе от общего предка и было причиной расселения во все районы и стации, где это приспособление действительно. Обособившиеся виды и подвиды могли в результате изоляции приобрести генотипические, но не адаптивные признаки, а иногда и совсем не различаться морфологически. Наша точка зрения делает понятным существование экотипов, экологических рас и тому подобных групп. Именно поэтому роды и более высокие таксономические группы будут различаться адаптивными признаками от других родов и семейств. Из нашего рассуждения непосредственно следует, что в систематической категории подвидов смешаны группы разного таксономического и эволюционного значения и, по аналогии с морфой, может быть намечена новая систематическая категория, именно популяция, различающаяся от других генотипически, но совершенно иного значения, чем виды, о которых говорил Дарвин.

Ход рассуждений привел нас к основным проблемам таксономии и мы попытаемся показать, что эволюционная экология ставит перед ней совершенно новые задачи.

В первой части мы отметили, что таксономия различает систематические группы, пользуясь признаками как опознавательными сигналами. Часто говорят, что признак должен обладать только одним свойством—устойчивостью и быть в наличии у всех форм, относимых к данной систематической группе. Качественная оценка признака считается ненужной. Некоторые авторы требуют выделения систематических групп по сумме признаков, применяя методы вариационной статистики (Е. С. Смирнов). Нам кажется, что такой метод выделения систематических групп допустим только в порядке первого приближения. Гадов своими таблицами систематических признаков птиц прекрасно показал, к каким нелепостям может привести пользование признаками без качественной оценки, и вместе с многими другими исследователями требовал критического выбора признаков, считая возможным пользоваться только существенными. При этом совершенно правильном положении все же остается неясным, что значит эпитет—существенный.

Одна и та же особенность животного рассматривается таксономом как признак—сигнал для его опознавания, а морфологом—как адаптация. Адаптацию группы мы поняли как движущее начало дальнейшей радиации потомков, определяющее во взаимодействии со средой эту радиацию качественно и количественно. Такая адаптация будет общим п р и з н а к о м группы не только потому, что этот признак был у предка, но и потому, что он вызвал расчленение потомков этого предка в процессе адаптивной радиации на подчиненные группы. А. Н. Северцов пишет, что признаки ароморфозов очень устойчивы и сохраняются в течение длительных периодов эволюции. Мы показали нашим анализом биологического прогресса, что это не может быть иначе и что та же устойчивость характерна и для идиоадаптаций.

Когда же данная адаптация предка у одного из потомков сменяется другой, орган редуцируется или меняет свою функцию, то значит здесь произошло качественное изменение и обособилась новая систематическая группа того или иного таксономического значения. Новые группы образуются не только в процессе дивергенции видов, но и в процессе прогрессивной эволюции. Дело систематика указать качественную границу, скачок, когда количественные изменения приводят к качественному различию, когда, например, рептилия превращается в птицу, — это трудная, но благодарная задача эволюционной таксономии.

Поскольку систематик пользуется адаптивными признаками, сложившимися под влиянием отношений с внешней средой, он, конечно, в конце концов, дойдет до правильного размещения форм в системе, но сознательное представление о филогенезе организмов под влиянием отношений с внешней средой имеет огромное принципиальное значение. Мы наблюдаем, что систематики, имеющие дело с мелкими подразделениями, ищут экологической характеристики и часто подыскивают отличительные признаки у форм, различающихся экологическими особенностями. Нам представляется, что эта тенденция не только полезна, но и необходима и что под ней скрывается неосознанное требование характеристики группы приспособительными признаками. Под термином „экологическая характеристика“ надо понимать — адаптивная.

Систематика в своих лучших представителях никогда не опускалась до безыдейного описания видов и подвидов. Она всегда стремилась выразить в своей системе таксономических групп определенную идею, вскрыть какие-то основные закономерности, выразить в расположении групп всю сумму наших знаний о них. Задачей Линнея было установить и описать формы, которые были изначала созданы творцом, и их расположением в системе выразить идею, лежащую в основе творения. В основе „лестницы существ“ Боннэ лежало стремление выразить постепенное раскрытие воплощения идеи.

Когда Дарвин доказал, что современные организмы сформировались в результате исторического эволюционного процесса, а не так, как думал Линней или Боннэ, то задачей таксономии стало положением в системе выразить степень кровной близости организмов. Стали говорить о естественной системе. Система приняла форму родословного дерева. И на этой ступени, поскольку степень кровного родства форм выражалась степенью их сходства, можно рассматривать особенности животных только как признаки, хотя и возникали затруднения, выражавшиеся в спорах о моно- и полифилетических группах.

С нашей точки зрения каждая группа должна пониматься как самодвижущаяся система, в которой адаптация, возникающая в результате действующих отношений борьбы за существование, изменяет эти отношения количественно и качественно и тем определяет адаптивную радиацию потомков, т. е. образование новых систематических категорий высшего или низшего порядка. Мы не можем избежать экологического и эволюционного анализа значения признака при выделении каждой систематической категории. Необходимо показать, какие адаптации вызвали обособление именно этой дочерней группы.

Мы начали статью анализом задач экологии и пришли к заключению, что ее задачей является изучение отношений борьбы за существование. Проблема приспособления и вопрос о жизненной форме позволили установить связь между историческим направлением в зоологии и экологией. Эта связь оказалась гораздо более

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ И АНАБИОЗ У ГУСЕНИЦ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

Л. К. Лозина-Лозинский

Из лаборатории экологии Государственного естественно-научного института им. Лесгафта (зав.—проф. И. Д. Стрельников)

Вопрос о способности организмов „оживать" после замерзания, несмотря на ряд обстоятельных исследований как в прошлом столетии, так и за последние годы, до сих пор не получил разрешения. Если ряд крупных прежних исследователей—Редель (1886), Пиктэ (1893), Бахметьев (1899—1912)—стоял на точке зрения существования анабиоза, доказывая способность некоторых животных оживать после замерзания, то наиболее поздние работы, основываясь на опытах с насекомыми, моллюсками, позвоночными—Пэйн (Payne, 1926—1928), Сахарова (1928), Бородина (1930), Вейгмана (Wigman, 1929—30), Калабухова (1933—1935) — указывают, что более или менее полное промерзание всегда приводит животных к гибели.

С этими данными согласуются и мои опыты с озимой совкой, луговым мотыльком, рядом других насекомых, с дождевыми червями (Lumbricus) и икрой форели. Гусеницы лугового мотылька выживают лишь в том случае, если они извлекаются из криоскопа после самого начала замерзания, когда температура их тела не опустилась ниже точки замерзания на 3—4°. Некоторые гусеницы озимой совки выносят несколько большее понижение температуры тела после начала замерзания, но это понижение может быть лишь очень кратковременным, определяемым 2—3 минутами, после чего гусеницы гибнут. Такого же порядка выносливость к замерзанию и у других организмов.

Здесь мы имеем в виду, что замерзание обязательно сопровождается образованием льда внутри тела животного. К сожалению, слово „замерзание" нередко употребляется в литературе, особенно в старых работах, в широком смысле: к замерзшим организмам нередко относят животных, находящихся при температуре ниже 0° или вмерзших в лед (пагон), тогда как некоторые из этих организмов в данных условиях могут переносить низкие температуры до —20, —30° в переохлажденном состоянии без следов замерзания. В связи с этим к вопросу о распространенности такого явления, как выносливость к замерзанию, необходимо подходить с большой осторожностью.

Среди современных авторов на способность выносить замерзание указывает Пэйн (Payne, 1928) для взрослых жуков Popillia japonica. Неоднократно встречаются указания, что рыбка Dahlia pectoralis, обитающая в реках Аляски и Восточной Сибири, переносит температуру до —20° и замерзание (Бородин, 1934). К сожалению, эти наблюдения не подтверждаются доказательствами об образовании льда внутри тела и не сопровождаются определением темпертуры тела при замерзании. Исключительный интерес представляют сообщения, сделанные в 1935 г. в Академии наук СССР, об оживании некоторых низших ракообразных из слоя вечной мерзлоты (Каптерев, 1936).

В настоящее время вопрос об анабиозе при замерзании требует пересмотра. Необходимо уточнить это понятие[1] и определить распространенность этого явления среди животного мира.

Не останавливаясь здесь на разборе и критике исследований по данному вопросу и причинах, вызывающих разноречивые выводы, так как об этом с достаточной полнотой изложено в книге П. Ю. Шмидта „Анабиоз" (1935), я хочу лишь отметить, что спорность многих положений является результатом неоднородности применявшейся методики оперирования с организмом без достаточного учета его экологических и физиологических особенностей на данной стадии его развития. Наконец, число испытанных на холодоустойчивость и анабиоз видов животных еще слишком недостаточно, чтобы приходить к полному отрицанию анабиоза при замерзании, тем более что явления анабиоза при высыхании, имеющие сходную физиологическую основу, бесспорно доказаны. Наши исследования с кукурузным мотыльком (1935) указывают на

[1] До сих пор в таких капитальных трудах, как „Экспериментальная зоология" Филипченко (1932), „Экологические основы прикладной зоологии" Фридерикса (русское издание 1932 г.), „Гидробиология" Зернова (1934), мы имеем изложение вопроса об анабиозе в устаревшем понимании Бахметьева.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4



ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ И АНАБИОЗ У ГУСЕНИЦ КУКУРУЗНОГО МОТЫЛЬКА

Л. К. Лозина-Лозинский

Из лаборатории экологии Государственного естественно-научного института им. Лесгафта (зав.—проф. И. Д. Стрельников)

Вопрос о способности организмов „оживать" после замерзания, несмотря на ряд обстоятельных исследований как в прошлом столетии, так и за последние годы, до сих пор не получил разрешения. Если ряд крупных прежних исследователей—Редель (1886), Пиктэ (1893), Бахметьев (1899—1912)—стоял на точке зрения существования анабиоза, доказывая способность некоторых животных оживать после замерзания, то наиболее поздние работы, основываясь на опытах с насекомыми, моллюсками, позвоночными—Пэйн (Payne, 1926—1928), Сахарова (1928), Бородина (1930), Вейгмана (Wigman. 1930), Калабухова (1933—1935)—указывают, что более или менее полное промерзание всегда приводит животных к гибели.

С этими данными согласуются и мои опыты с озимой совкой, луговым мотыльком, рядом других насекомых, с дождевыми червями (Lumbricus) и икрой форели. Гусеницы лугового мотылька выживают лишь в том случае, если они извлекаются из криоскопа после самого начала замерзания, когда температура их тела не опустилась ниже точки замерзания на 3—4°. Некоторые гусеницы озимой совки выносят несколько большее понижение температуры тела после начала замерзания, но это понижение может быть лишь очень кратковременным, определяемым 2—3 минутами, после чего гусеницы гибнут. Такого же порядка выносливость к замерзанию и у других организмов.

Здесь мы имеем в виду, что замерзание обязательно сопровождается образованием льда внутри тела животного. К сожалению, слово „замерзание" нередко употребляется в литературе, особенно в старых работах, в широком смысле: к замерзшим организмам нередко относят животных, находящихся при температуре ниже 0° или вмерзших в лед (пагон), тогда как некоторые из этих организмов в данных условиях могут переносить низкие температуры до —20, —30° в переохлажденном состоянии без следов замерзания. В связи с этим к вопросу о распространенности такого явления, как выносливость к замерзанию, необходимо подходить с большой осторожностью.

Среди современных авторов на способность выносить замерзание указывает Пэйн (Payne, 1928) для взрослых жуков Popillia japonica. Неоднократно встречаются указания, что рыбка Dahlia pectoralis, обитающая в реках Аляски и Восточной Сибири, переносит температуру до —20° и замерзание (Бородин, 1934). К сожалению, эти наблюдения не подтверждаются доказательствами об образовании льда внутри тела и не сопровождаются определением темпертуры тела при замерзании. Исключительный интерес представляют сообщения, сделанные в 1935 г. в Академии наук СССР, об оживании некоторых низших ракообразных из слоя вечной мерзлоты (Каптерев, 1936).

В настоящее время вопрос об анабиозе при замерзании требует пересмотра. Необходимо уточнить это понятие[1] и определить распространенность этого явления среди животного мира.

Не останавливаясь здесь на разборе и критике исследований по данному вопросу и причинах, вызывающих разноречивые выводы, так как об этом с достаточной полнотой изложено в книге П. Ю. Шмидта „Анабиоз" (1935), я хочу лишь отметить, что спорность многих положений является результатом неоднородности применявшейся методики оперирования с организмом без достаточного учета его экологических и физиологических особенностей на данной стадии его развития. Наконец, число испытанных на холодоустойчивость и анабиоз видов животных еще слишком недостаточно, чтобы приходить к полному отрицанию анабиоза при замерзании, тем более что явления анабиоза при высыхании, имеющие сходную физиологическую основу, бесспорно доказаны. Наши исследования с кукурузным мотыльком (1935) указывают на

[1] До сих пор в таких капитальных трудах, как „Экспериментальная зоология" Филипченко (1932), „Экологические основы прикладной зоологии" Фредерикса (русское издание 1932 г.), „Гидробиология" Зернова (1934), мы имеем изложение вопроса об анабиозе в устаревшем понимании Бахметьева.

возможность анабиоза при замерзании у насекомых; подобное же явление обнаружено мной и у гусениц бабочек Arctia из семейства медведиц. Вряд ли можно сомневаться, что при дальнейших исследованиях число организмов, способных выносить замерзание, увеличится.

Изучение холодоустойчивости гусениц кукурузного мотылька (Pyrausta nubilalis Hübn.) возникло в связи с необходимостью выяснить вопрос, будет ли в силу климатических условий этот массовый вредитель конопли, кукурузы и других культур проникать за пределы своего настоящего ареала распространения при интродукции конопли в более северные районы[1]. В связи с обнаружением у кукурузного мотылька явлений анабиоза мы вышли за пределы этой задачи и поставили своей целью связать эти явления с экологическими факторами, а также с некоторыми моментами цикла развития— с диапаузой и с физиологическими свойствами в течение этого периода—содержанием воды и осмотическим давлением.

1. ВЫЖИВАЕМОСТЬ ДИАПАУЗИРУЮЩИХ ГУСЕНИЦ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ НИЖЕ 0°

Гусеницы кукурузного мотылька зимуют в пятом возрасте в состоянии диапаузы. Иногда наблюдается зимовка гусениц 4-го возраста. Зимовка происходит в полых стеблях различных культурных и сорных растений и гусеницы подвергаются действию порой очень низких температур. Опыты по выносливости гусениц к холоду проведены в лабораторной обстановке в Ленинграде в экологической лаборатории Государственного естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта. Диапаузирующие гусеницы в стеблях конопли были получены осенью и находились до опытов при температуре наружного воздуха. Из этого запаса брались гусеницы и помещались на разные сроки в среду с охлаждающими смесями (криогидраты). Мной употреблялись для этих опытов следующие соли, понижающие точку замерзания: KCl—11,1°, NaCl—21,1°, $CaCl_2$—30,0° и ниже.

Практически смесь с $CaCl_2$ давала постоянную температуру в —30°, —29,6°.

Температура тела и среды определялась термоэлектрическим методом, описанным в предыдущих работах (1935).

В опытах с длительным содержанием гусениц при температуре криогидрата температура последнего измерялась ежедневно и, если она начинала подниматься, приготовлялся новый криогидрат, в который быстро переносилась пробирка с гусеницами, причем это делалось на морозе. После охлаждения и оттаивания гусеницы содержались при температуре от 13 до 15° зимой (в лабораториях), а весной при несколько более высокой температуре, доходившей до 18°. В ряде опытов гусеницы содержались, однако, в специальных температурных условиях: в холодильном шкафу или термостате.

Показателем замерзания гусениц служили явления температурного скачка или временной остановки падения температуры тела, а также степень твердости тела. Вполне замерзшие гусеницы характеризовались ломкостью и при падении издавали стук твердого тела, тогда как переохлажденные гусеницы не теряли гибкости, о чем легко можно было судить, трогая их пинцетом.

Критерием выживаемости являлось нормальное состояние гусениц приблизительно в течение 2—3 недель после опыта. Под нормальным состоянием я подразумеваю способность к обычным движениям, постройке коконов и дальнейшему развитию. Однако, как правило, если некоторые гусеницы погибали после охлаждения, то смерть наступала сразу или через несколько часов, иногда дней после опытов и перед этим гусеницы теряли способность к активному движению и постройке кокона. Нередко после оттаивания многие насекомые „оживают", начинают двигаться (например, гусеницы озимой совки), но вскоре через 2—3 дня погибают. Таких насекомых нельзя считать способными к полному анабиозу. У них гибель наступает, но не сразу. Возможно, что отсутствие проверки на выживаемость, которая должна ставиться не менее чем на несколько суток, приводило ряд авторов, особенно прежних, к убеждению о существовании анабиоза там, где его фактически не было.

Результаты наших опытов сведены в таблицах 1 и 2.

При охлаждении до температуры —11,2° мы имеем почти 100% выживаемость независимо от того, были ли гусеницы переохлаждены или они замерзли. Процент замерзающих оказывается больше

[1] Разрешение этого вопроса мне было предложено Всесоюзным институтом защиты растений в лице В. К. Щеголева, которому приношу благодарность за содействие выполнению этой темы.

Таблица 1. Охлаждение при температуре —11,2°

Длительность экспозиции	Число гусениц	Не замерзло	Из них выжило в %	Замерзло	Из них выжило в %	Общий % выживаемости	% замерзших к общему числу	Время опыта
30 мин.	41	33	94,0	8	100,0	95,1	19.5	Февраль
60 "	10	10	100,0	0	—	100,0	0.0	Март
30 "	7	6	100,0	1	100,0	100,0	14,6	Апрель
24 часа	10	4	100,0	6	83,5	90,0	60,0	Октябрь
43 "	12	12	100,0	0	—	100,0	0.0	Апрель
3 суток	11	0	—	11	100,0	100,0	100,0	Ноябрь
35 "	11	7	—	4	—	63,6	36,3	Февраль Март
В среднем	102	78	98,8	30	95,7	92,7	32,9	—

осенью, чем весной, что, повидимому, находится в связи с большим содержанием воды в организме осенью, в начальный период диапаузирования. В опыте 35-суточное содержание при температуре —11,2° интересно то, что часть гусениц осталась в переохлажденном состоянии и все вместе показали большую выживаемость.

Возможно, что процент гибели был бы здесь еще меньше, если бы не произошел случай, несколько нарушивший чистоту опыта: по недосмотру, в предпоследний день опыта часть растаявшего криогидрата в термосе из-за наклона последнего попала в пробирку с гусеницами. Это было замечено лишь на следующий день. Гусеницы сейчас же были извлечены, обсушены и помещены при температуре около 14°. Несмотря на суточное пребывание, 28.III, в концентрированном растворе KCl 7 гусениц из 11 остались живыми до конца апреля и были вполне нормальными.

Таблица 2. Охлаждение при температуре —21,2°

Длительность экспозиции	Число гусениц	Не замерзло	Из них выжило в %	Замерзло	Из них выжило в %	Общий % выживаемости	% замерзших к общему числу	Время опыта
30 мин.	15	8	100,0	7	57,2	80,0	46,6	Март
30 "	45	20	90.0	25	88,0	88,9	55,6	Апрель
24 часа	20	7	100.0	13	100.0	100,0	65,0	Ноябрь
2 суток	23	21	62,0	2	100.0	65,1	8,7	Декабрь
2 "	10	4	100,0	6	100,0	100,0	60,0	Март
3 "	37	8	87,5	29	86,2	86,5	78,4	Ноябрь
6 "	11	11	72,6	0	—	72,6	0,0	Декабрь
8 "	20	0	—	20	100,0	100,0	100.0	"
12 "	20	0	—	20	90,0	90,0	100.0	Февраль
20 "	21	0	—	21	57,0	57,2	100,0	Январь
Итого	222	79	87,3	143	86,4	84,1	61,4	—
	Охлаждение при температуре —30°							
24 часа	20	0	—	20	95,0	95,0	100,0	Январь
3 суток	20	0	—	20	85,0	85,0	100,0	"
Итого	40	0	—	40	90,0	90,0	100,0	—

Охлаждение при температуре —21° и —30° также давало небольшой процент смертности, причем выживаемость после переохлаждения и после замерзания почти одинакова. Исключением являются лишь опыты в марте при наиболее короткой экспозиции — 30 минут. Причину этого явления, к сожалению, выяснить не удалось. 20-суточное содержание при температуре —21° в состоянии промерзания все же отражалось на выживаемости, которая равнялась всего 57,2%. Следует иметь в виду, что смертность гусениц в результате самого охлаждения в среднем ниже, чем приводимые нами цифры, так как и у контрольных гусениц, не подвергавшихся охлаждению, всегда был известный процент смертности — около 5—8.

Подобная же картина выживаемости наблюдалась и среди гусениц, зимовавших в условиях наружной температуры, когда мы непосредственно вскрывали коконы на морозе и определяли процент замерзших. Эти гусеницы выносились в лабораторию и подвергались наблюдению. Значительное понижение температуры наступало в конце декабря (Ленинград, 1931). В период до 3 января минимум был —11°. В это время было вскрыто 20 стеблей и ни одной замерзшей гусеницы не было обнаружено. 5 января температура понижалась до —25°. В этот день было вскрыто на открытом воздухе 100 коконов. 56 гусениц оказались замерзшими, 44 переохлажденными, 6 и 7 января температура колебалась между —22 и —27°. Однако из этого зимовавшего запаса погибли лишь отдельные гусеницы (2—3%). В дальнейшем из этого же запаса брались гусеницы для опытов и, как можно видеть из данных, приведенных в табл. 1 и 2, они перенесли охлаждение не только в „естественных" условиях, но и повторное охлаждение в криогидратах. Из 40 гусениц, которые были перенесены после 7 января в температуру лаборатории до конца февраля, погибли лишь 2. Окукление всех этих гусениц происходило при условии их помещения в среду с 100% влажностью.

Таким образом, диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька сравнительно легко замерзают и после пребывания в замерзшем состоянии многие дни и недели и последующего оттаивания сохраняют полную жизнеспособность. Замерзание при температуре до —30° почти не отражается на увеличении смертности.

Опыты с температурой —80°

Ввиду такой необычной холодостойкости я решил испытать гусениц на еще более низкую температуру и поставил опыты с температурой —80°. С этой целью была взята твердая углекислота, помещенная в литровый термос. В твердую углекислоту была вдвинута широкая пробирка, а в нее окруженная ватой узкая пробирка с гусеницами. Температура тела гусениц через 15—20 минут достигла —78,5°. Опыты были проведены в трех вариантах. Ввиду большого значения этих опытов приведу протоколы.

Опыт 26.I.1937. Зимующие гусеницы из наружной отрицательной температуры, колебавшейся от 0 до —15°, были предварительно просмотрены при отрицательной температуре воздуха. Из 50 гусениц 25 оказались замерзшими, 15 переохлажденными. Тех и других было взято по 10. Не отогревая гусениц, я поместил их на 1 час в температуру —21°, а затем в —80°. Через 15 минут температура тела гусениц достигла —78,5°, и с этого момента при данной температуре гусеницы были выдержаны 30 минут, после чего в лаборатории при температуре +15° они были извлечены на чашку Петри. Гусеницы были совершенно твердые, звенели, как стекло. Некоторые из них в результате падения потрескались, так как после оттаивания из них вытекла вода из надрывов кожного покрова. Гусеницы были оставлены при температуре +15° на увлажненной вате в стаканах и не подавали признаков жизни. На следующий день, 27.I, из тех 10 гусениц, которые до опыта были в переохлажденном состоянии,

3 реагировали на раздражение и слегка двигали ножками и передней частью туловища. Через несколько часов к вечеру того же дня реагировали на раздражение уже 6 гусениц. Вплоть до 7.II 7 гусениц обнаруживали слабые самостоятельные движения и на прикосновение пинцета давали более или менее резкую двигательную реакцию. 1 гусеница к этому времени была явно мертвой, сморщилась, пожелтела и потеряла эластичность. К 9.II сдохла еще одна гусеница. 15.II 2 гусеницы двигаются независимо от раздражения, 4 только под влиянием прикосновения. К 21.II живых осталось 5, т. е. 50% гусениц остались живыми почти в течение месяца после замораживания.

Гусеницы, которые и до опыта были замерзшими, показали несколько меньшую выживаемость. Так, из 10 гусениц 27.I 3 реагировали на раздражение, одна из них двигалась независимо от раздражения. К 11.II 4 гусеницы сдохли, 2 реагировали на раздражение, 4 имели нормальный вид, но двигательных реакций не обнаруживали. К 15.II 4 гусеницы реагировали на раздражение, остальные 2 были без движений. к 21.II у 4 состояние то же, но 2 последние сдохли.

В другом варианте опыта 20 гусениц 26.I было помещено в температуру —80° на сутки, после чего температура повышалась постепенно. Сперва они были перенесены в температуру —11° тоже на 1 сутки, затем в температуру —2° и, наконец, когда они оттаяли при температуре —2°, 29.I они были помещены в температуру комнаты +15°. К 9.II сдохло 13 гусениц, а к 15.II еще 5. За все время 19 гусениц не реагировали на раздражение, одна же давала двигательную реакцию. К 21.II 2 гусеницы остались живыми.

Гусеницы, которые испытывались на температуру —80°, принадлежали к сбору 1936 г. и их точка замерзания колебалась от —2,55° до 4,04° (определения проверены на раздавленных гусеницах) и в среднем была равна — 3,4°, т. е. значительно выше, чем у гусениц, испытанных в январе 1935 г. (сбор 1934 г.), служивших материалом для всех остальных опытов, помещенных в данной статье.

Так как холодостойкость гусениц находится в тесной связи с понижением их точки замерзания, можно надеяться, что испытание на —80° гусениц, имеющих более низкую точку замерзания, даст еще более положительные результаты. В настоящее время мною ставятся дальнейшие опыты по изучению влияния —80° на гусениц кукурузного мотылька, которые явятся предметом отдельной статьи.

Ввиду того, что при —80°, очевидно, почти вся вода в гусеницах замерзает, мы имеем дело с явлениями анабиоза, не возбуждающими сомнений.

2. ПОВТОРНОЕ ЗАМОРАЖИВАНИЕ И ОТТАИВАНИЕ

Еще более удивительной является способность гусениц кукурузного мотылька переносить повторное замерзание.

Из многочисленных литературных данных известно, что повторное охлаждение и особенно замораживание и оттаивание являются губительными для животных, растений и бактерий. При опытах с гусеницами лугового мотылька и озимой совки повторное охлаждение в большинстве случаев вызывает температурный скачок и замерзание и в результате гибель (Лозина-Лозинский, 1935). Экологам давно известно, что резкие весенние смены температур особенно губительны для насекомых (Раупе и др.). Следующие опыты могут служить иллюстрацией необычайной выносливости гусениц кукурузного мотылька.

Опыт 127. 5.1.1935. 15 замерзших гусениц в условиях наружной температуры —22—25° были оттаяны в лаборатории (температура —12°) и через 1 час снова помещены в температуру —21° (в криоскопе). 7.I гусеницы были извлечены в замерзшем состоянии, оттаяны и после того, как начали двигаться, через 6 часов снова помещены в температуру —21°. 8.I они также были извлечены замерзшими и уже окончательно оставлены при температуре лаборатории. Вскоре эти гусеницы заползли в отрезки стеблей конопли. Коконы они построили, однако, только к 25.I. Из 15 гусениц погибли 2 (13,5%), остальные продолжали диапаузировать до весны.

Опыт 123. 7.XII.1934. 11 гусениц были помещены в криогидрат —21,2°. 9.XII гусеницы оказались не замерзшими. 30 минут они были выдержаны при температуре

+ 12° в лаборатории и затём снова помещены в температуру —21,2°, 10.XII. Из 11 гусениц 2 оказались замерзшими. Те и другие были в течение 30 минут выдержаны при + 12° и затем снова помещены в температуру —21,2° 11.XII. Обнаружена лишь одна замерзшая гусеница. С гусеницами было проделано то же, что и накануне.

13.XII. Все 11 гусениц оказались не замерзшими. До 25 января из этих гусениц погибли 3, **которые в течение опыта ни разу не замерзли.**

В этом опыте интересно то, что повторное замерзание и оттаивание усиливают холодостойкость: 2 гусеницы, вначале замерзшие, при последующем охлаждении уже не замерзали. Этот факт указывает на совершенно своеобразную реакцию кукурузного мотылька к низким температурам.

Опыт 128. 5.I.1935. 24 переохлажденные гусеницы, взятые из зимующего запаса из наружной температуры 5 января (см. выше), были помещены на 2 часа в термостат с температурой —20° и затем в криоскоп с температурой —30°. Гусеницы замерзли. После оттаивания они содержались при температуре 12°. За время до 25.I погибло 3 гусеницы (12,5%), остальные продолжали диапаузировать.

Этот опыт показывает, что смена температур от —25° до +20° и снова до —30° почти не отразилась на гибели гусениц. Погибли ли эти 3 гусеницы в результате опыта или других причин, впрочем, остается неясным.

С экологической точки зрения явления анабиоза и выносливость к температурному замерзанию должны рассматриваться как естественные реакции организма на внешние условия среды.

Зимуя почти открыто в стеблях травянистых растений, гусеницы испытывают резкие смены температуры, и их выносливость к попеременному замерзанию и оттаиванию, возможно, является результатом отбора.

3. ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ НАХОЖДЕНИЯ В ЗАМОРОЖЕННОМ СОСТОЯНИИ НА ПОСЛЕДУЮЩЕЕ „ОЖИВАНИЕ" И ПОВЕДЕНИЕ

Если гусениц кукурузного мотылька подвергать замораживанию на короткий срок — до 1 суток, — то последующее „оживание" наступает через 1 — 3 минуты после оттаивания. Гусеницы сразу начинают двигаться и вскоре начинают строить коконы, если им положить стебли конопли.

После 3-суточного пребывания в замороженном состоянии „оживание" происходит уже не сразу. После оттаивания гусеницы начинают двигаться через 3—4 часа и строить коконы через 2—3 суток.

Если гусеницы находились 2 недели и больше замороженными при температуре —20°, то в первые часы после оттаивания они слабо или совсем не реагируют на раздражение, двигаться начинают лишь на следующие сутки. В течение нескольких дней гусеницы вялы и только через 5—7 дней возвращаются к норме, приступают к постройке кокона, и их поведение и состояние уже не отличимы от контрольных, не подвергавшихся замораживанию.

Сходные явления известны и при „оживании" после высушивания: чем больше продолжительность пребывания в высохшем состоянии коловраток, тем меньше их оживает (Джекобс), чем дольше высушиваются тихоходки, тем больше времени необходимо для их „оживания" (Бауман). Такая же картина у веслоногого рачка Herpacticus fulvus (цит. по Шмидту „Анабиоз", 1935 г., где приводятся и другие примеры). Согласно распространенному мнению (см. Шмидт), подобные явления указывают на то, что после потери воды организмом его водный режим восстанавливается медленно и постепенно достигает нормы. Скорость этого процесса зависит от состояния и количества воды, бывшей в организме. Совершенно очевидно, что количество воды, меньшее, чем нормальное, вызывает потерю раздражимости и двигательных реакций.

Повидимому, лишь те животные, которые способны восстанавливать утраченную тканями воду, способны и к анабиозу. У гусениц кукурузного мотылька замерзшая вода в тканях после оттаивания, повидимому, может снова абсорбироваться тканями и клетками. В пользу этих взглядов говорит способность гусениц кукурузного мотылька терять большое количество воды и активно и быстро его восстанавливать. Естественно, чем больше потеря воды в результате замораживания или высушивания, тем труднее для организма притти к нормальному состоянию.

4. ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ ДИАПАУЗИРУЮЩИХ ГУСЕНИЦ, ВЗЯТЫХ ИЗ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ ВЫШЕ ПОРОГА РАЗВИТИЯ

Способность гусениц переносить попеременное оттаивание и замораживание исчезает, если их содержать при температуре лаборатории, т. е. выше 13° (опыты по содержанию выше 0°, но ниже 13° нами не были проведены). Приведу пример.

Опыт 4. Гусеницы содержались с 19.I при температуре 15—16° и 85% относительной влажности. 25.I гусеницы № 18 и № 20 охлаждались в криоскопе при температуре —21°. После температурного скачка температура тела гусеницы № 18 была доведена до —14°, а № 20 до —20° на короткий срок 1—2 минуты. Гусеницы после оттаивания остались живы. 5.II. Они же вторично были заморожены: № 18 до—12°, а № 20 до—8°. **После оттаивания вскоре обе гусеницы погибли.** Контрольные гусеницы из тех же условий содержания подвергались охлаждению, но не замораживанию в течение 4 раз. Температуру их тела мы доводили до точки замерзания, но не допускали дальнейшего понижения, извлекая гусениц из криоскопа. Все эти гусеницы остались живы.

При более или менее длительном содержании гусениц при температуре от 15° и выше они постепенно теряют холодоустойчивость. Опыты были поставлены в различных условиях *влажности воздуха*. Определенная относительная влажность воздуха достигалась применением солей, смоченных дестиллированной водой и серной кислоты, помещенных в эксикаторы. Мной были выбраны следующие соли, которые поддерживают постоянную концентрацию водяных паров независимо от температуры среды.

	По Янишу	По Хидли
	Относительная влажность (в процентах)	
$ZnCl_2$	10	
H_2SO_4	50	
NaCl	75	73,41
KCl	86	—
K_2SO_4	96	86,78

Результаты опытов сведены в табл. 3 и 4.

Таблица 3

Относительная влажность в %	Длительность содержания при данной влажности и 20—22° в сутках	Дата опыта по замораживанию	Температура криогидрата	Экспозиция при температуре криогидрата в часах	Количество испытанных гусениц	Не замерзло	Из них выжило в %	Замерзло	Из них выжило в %	Общий % выживаемости в течение 2 недель и больше после опыта	% замерзших
10	18	15.II	—21,2°	24	10	10	0,0	0	—	0,0	0
50	18	15.II	—21,2°	24	10	1	0,0	9	0,0	0,0	90
75	7	19.XI	—21,2°	24	10	1	100,0	9	88,8	90,0	90
86	24	13.II	—21,2°	24	10	5	0,0	5	0,0	0,0	50
96	8	21.IX	—21,2°	24	8	0	—	8	50,0	50,0	100

После длительного пребывания в условиях 20—22° гусеницы погибали в результате охлаждения, даже если они находились в переохлажденном состоянии, тогда как контрольные, не подвергавшиеся охлаждению, давали за тот же промежуток времени не более 10% смертности. При содержании в 10% влажности, т. е. в очень сухой атмосфере, в условиях которой происходит потеря гусеницами воды, холодостойкость тем не менее исчезает и гусеницы погибают после охлаждения до —21° в течение 24 часов, не будучи замерзшими. При 7—10-дневном пребывании при влажности ниже 100% выживаемость достигает 50—90%, а при более длительном все гусеницы погибают в результате охлаждения. Гибель, как это можно видеть на основании данных, помещенных в табл. 3, не зависит от замерзания; только при 96% влажности смертность в результате замораживания была несколько выше. Очевидно, при средней температуре 20—22° через некоторое время гусеницы вступают в критическую фазу, после которой охлаждение действует губительно. Можно предполагать, что, несмотря на недостаток содержания воды в гусеницах, которая, как показали опыты Мончадского (1935) и мои, необходима для завершения развития, окончание диапаузы все же наступает и интенсивность процесса обмена становится значительной. Из приведенных выше данных нельзя еще сделать заключения о резком влиянии влажности на потерю холодостойкости гусениц, но сравнение этих опытов с опытами по содержанию в условиях контактной влажности является уже показательным.

Опыты по охлаждению гусениц, содержавшихся в условиях 100% влажности (с контактной водой), показали значительно более быструю потерю холодостойкости (табл. 4). Метод получения 100% влажности с контактной водой заключался в том, что на дно 2-литрового широкого цилиндра с притертой крышкой помещалась насыщеная водой вата. Стебли конопли с находившимися внутри них гусеницами ставились вертикально одним концом в мокрую вату.

Таблица 4. 100% влажность при температуре —22°

Длительность содержания при 100% влажности в сутках	Дата замораживания	Температура криогидрата	Длительность охлаждения	Количество гусениц	Не замерзло	Из них выжило в %	Замерзло	Из них выжило в %	Общий % выживаемости	% замерзших
5	5.IV	—10,2°	30 мин.	10	6	66,6	4	50,0	60,0	40
5	5.IV	—21,2°	30 „	10	0	—	10	30,0	30,0	100
8	8.IV	—10,2°	30 „	6	4	50,0	2	50,0	50,0	33
8	8.IV	—21,2°	30 „	9	0	—	9	0	0	100
15	15.IV	—10,2°	30 „	3	1	100,0	2	0	33,3	66
15	15.IV	—21,2°	30 „	10	4	25,0	6	0	10,0	60
22	22.IV	— 4,8°	30 „	10	10	20,0	0	—	20,0	0
22	22.IV	— 4,8°	24 часа	6	6	0	0	—	0	0
3	25.I	—21,2°	24 „	10	1	100,0	9	88,8	90,0	90
6	28.I	—21,2°	24 „	12	0	—	12	91,8	91,8	100
9	21.I	—21,2°	24 „	11	0	—	11	27,2	27,2	100
14	5 II	—21,2°	24 „	6	0	—	6	0	0	100
24	4.II	—21,2°	24 „	7	1	0	6	0	0	

Из этих опытов (табл. 4) можно видеть, что в условиях насыщенной парами атмосферы гибель от охлаждения и замерзания наступает быстрее и у бо̀льшего числа гусениц. Так, после 8-суточного содержания при 100% влажности замерзание переносят лишь очень немногие гусеницы, а после 22 суток они не выдерживают даже

охлаждения до —4,8°, не замерзая. Большинство опытов говорит об отсутствии зависимости между замерзанием и гибелью. Этот интересный факт указывает на то, что причина гибели лежит не в образовании льда в организме, а в нарушении нормальных физиологических процессов под влиянием охлаждения. Степень понижения температуры влияет на смертность, которая значительно выше при температуре криогидрата —21°, чем при температуре —10°.

Подобные явления гибели имеют место у ряда насекомых, например, у гусениц лугового мотылька, незадолго до их окукления (Лозина-Лозинский, 1935 а, б), у личинок мухи Chaetodacus (Sibata, 1935) и др. Известно, что некоторые насекомые погибают даже при охлаждении до 0°. У пчел подобная чувствительность к понижению температуры среды объясняется нарушением углеводного обмена (Калабухов, 1934).

5. ИЗМЕНЕНИЕ ТОЧКИ ЗАМЕРЗАНИЯ В СВЯЗИ С ВЛАЖНОСТЬЮ И ТЕМПЕРАТУРОЙ СРЕДЫ

Как показывает ряд исследований по холодостойкости насекомых, точка замерзания не является постоянной и колеблется в значительных пределах (Пэйн, 1926, 1927; Робинсон, 1927, 1928). Обычно наблюдается понижение точки замерзания в начале зимовки и повышение в конце зимовки — весной, совпадая с временем пробуждения насекомых. Для диапаузирующих насекомых, например, лугового мотылька, как это было мной показано (1935 а, б), изменение точки замерзания (Δ) в сторону ее понижения совпадает с началом диапаузы и повышение с окончанием диапаузы. В тех случаях, когда наступление диапаузы связано с понижением температуры и влажности, а выход из диапаузы, наоборот, с их повышением, изменение Δ может быть рассматриваемо как сезонное явление. Однако у лугового мотылька изменение точки замерзания тесно связано с наступлением диапаузы, а не непосредственно с внешними условиями, так как диапауза у этого вида возникает при самых различных условиях температуры и относительной влажности воздуха. У гусениц кукурузного мотылька и озимой совки колебания точки замерзания, однако, находятся под сильным влиянием физических факторов среды. Точка замерзания диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька в условиях зимовки чрезвычайно низкая (табл. 8), если же перенести их в комнатную температуру, она быстро повышается.

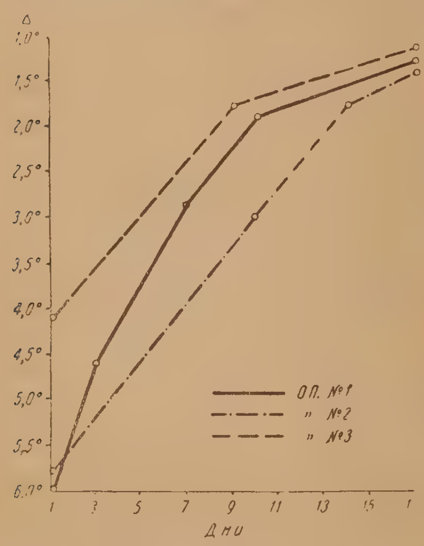


Рис. 1. Изменение точки замерзания Δ гусениц при содержании в условиях контактной влажности и при температуре 22°

Опыты были поставлены следующим образом: гусеницы, взятые из условий наружного воздуха, помещались в термостат в эксикаторах с различной относительной влажностью на различное число суток, после чего производились определения точки замерзания у каждой гусеницы в отдельности; в каждой серии было испытано 5—6 экземпляров. Все эти гусеницы подвергались замораживанию до температуры —21° после температурного скачка и в замерзшем состоянии выдерживались 10—15 минут.

Полученные данные говорят о том, что сдвиг точки замерзания происходит при содержании во всяких условиях атмосферной влажности, но наиболее быстро при наличии контактной воды (рис. 1, 2).

Таблица 5

Условия содержания до опыта			Температур. переохлаждения	Точка замерзания		Выживаемость в %	Время опыта
относительная влажность в %	температура	число дней		колебания	в среднем		
10	22°	18	—3,2—19,2°	—2, 0—3,40	—2,74	0	Февраль
50	22°	10	—6,4—19,4°	—2, 4—4,47	—3,48	100	Апрель
50	22°	18	—3,2—19,2°	—2, 4—3,0	—2,74	0	„
50	22°	29	—7,9—10,3°	—1,45—2,38	—1,92	0	„
75	27°	6	—4,4—19,7°	—3,44—4,50	—3,70	100	Ноябрь
75	22°	10	—11,2—18,2°	—1,76—2,30	—2,01	0	Апрель
96	22°	6	—5,3—12,3°	—4,10—4,93	—4,58	100	Ноябрь
100 (контактн.)	22°	2	—7,6—13,3°	—1,45—2,51	—1,94	0	Апрель
„	22°	8	—1 9—16,8°	—1,42—2,10	—1,74	0	„
„	22°	15	—6,6—13,7°	—1,08—1,52	—1,23	0	„

При 10 и 50% влажности точка замерзания повышается одинаково, при 75% подъем ее происходит более резко, но все же значительно медленнее, чем при контактной влажности, когда уже через 2 суток точка замерзания повышается до —1,94 в среднем. Особенно бросается в глаза значительная разница между изменением точки замерзания в условиях 96% влажности и контактной воды. В атмосфере, насыщенной парами воды, сдвиг Δ происходит не одинаково быстро у разных гусениц и медленнее, чем при контактной влажности. Так, если поместить гусениц в стеблях в насыщенную атмосферу, например, в эксикатор, на дне которого налита вода, то повышение точки замерзания будет итти медленнее, чем при непосредственном соприкосновении с водой, на что указывают следующие опыты (табл. 6).

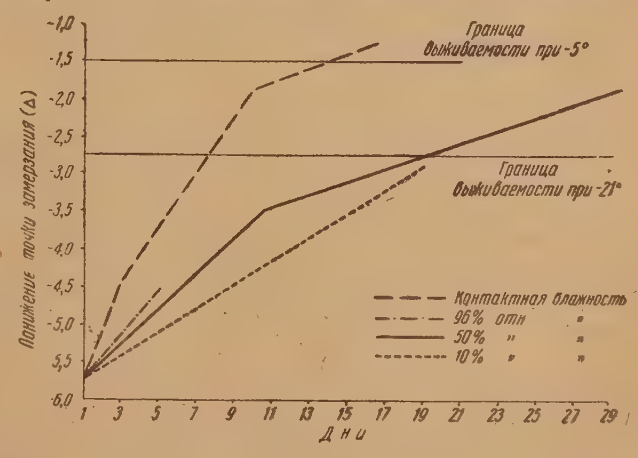


Рис. 2. Изменение точки замерзания при различных условиях влажности и при температуре 22°

Столь сильные колебания в величине Δ объясняются тем, что некоторые гусеницы получали контактную воду, стекавшую со стенок и крышки эксикатора. Гусеницы последних двух серий опытов были выдержаны при температуре —21° в течение суток и показали очень небольшой процент выживаемости.

При сравнении результатов опытов, помещенных в табл. 3, 4 и 5, оказывается, что длительность охлаждения не имела существенного значения для выживаемости - при охлаждении и заморажива-

Таблица 6. В эксикаторе со 100% влажностью

После 9 суток при температуре 22°. 31.I				После 13 суток при температуре 22°. 4.II			
№ гусеницы	температура переохлаждения	точка замерзания	выживаемость	№ гусеницы	температура переохлаждения	точка замерзания	выживаемость
1	—17,4°	—4,30	Мертв.	1	—16,7°	—2,80	Мертв.
2	—17,0°	—3,59	Жив.	2	—17,0°	—2,70	"
3	— 7,2°	—3,40	"	3	— 1,8°	—1,76	"
4	— 3,3°	—3,20	Мертв.	4	— 7,85°	—1,35	"
5	— 3,4°	—3.00	"	5	—14,0°	—0,90	"
6	—10,0°	—3.00	"	6	— 1,5°	—0,70	"
7	—12,8°	—3.00	"				
8	— 8,0°	—2,70	Жив.				
9	—10,8°	—2,10	Мертв.				
10	— 7,0°	—1,91	"				
В среднем		—3,02	30%	В среднем		—1,70	0%

ний в —21° в течение 10—15 минут процент гибели был не меньше, чем при том же охлаждении в течение 24 часов.

Для того чтобы проследить, как изменяется точка замерзания у одной и той же гусеницы в течение ряда дней содержания при 100% влажности и температуре 22°, поставлены были следующие опыты. Охлаждая гусениц, я не давал им замерзнуть, извлекая из криоскопа в тот момент, когда температура их тела после температурного скачка достигала точки замерзания. После этого гусеницы помещались в прежние условия температуры 22° в эксикатор с налитой на дно водой, и каждая из них через несколько дней снова охлаждалась таким же способом (табл. 7).

Таблица 7. 100% влажность, температура 22°

№ гусеницы	20.I, после 2 суток		25.I, после 6 суток		29.I, после 10 суток		4.II, после 16 суток	
	температура переохлаждения	точка замерзания	температура переохлаждения	точка замерзания	температура переохлаждения	точка замерзания	температура переохлаждения	точка замерзания
1	— 5,4	—4,40	Мертв.					
2	—11,4	—5,04	— 7,5	—4,00	— 7,9	—2,00	Мертв.	—
3	—10,8	—4,90	— 2,9	—2,90	Мертв.			
4	— 9,4	—3,90	Мертв.					
7	—	—	—	—	—	—	- 11,0	—1,00
8	— 8,0	—3,96	— 9.6	—1,70	Мертв.			
9	— 9,8	—5,10	—12,2	—2,90	— 1,9	—1,64	— 1,4	—0,90
11	—	—	—		- 1,5	—1,50	Мертв.	
12	—15,8	—4,80	— 3,6	—3,00	Мертв.			
16	—	—	—12,6	—3,90	—17,4	—2,40	—13,0	—0,90
19	—	—	—12,6	—1,70	—3 6	—2,40	— 2,8	—2,20
20	—	—	— 3,1	—2,20	Мертв.	—	—	—
В среднем		—45,9	—	—2,79	—	—1 93	—	—1,25

Из этих опытов можно видеть, как происходит повышение точки замерзания у каждой из гусениц. Только в одном случае (гусеница № 19) на 10-е сутки Δ оказалась ниже, чем на 6-е сутки содержания при контактной влажности. Большинство гусениц не выдержи-

вает повторные охлаждения при условии повышения точки замерзания.

Таким образом, точка замерзания гусениц, содержавшихся при контактной влажности в течение 2 недель, может повыситься с —6,40 до —0,90, и через 2 суток повышается больше чем на 1,5° в среднем. С повышением точки замерзания связана потеря способности к анабиозу. Гусеницы уже не выдерживают замораживания, если их точка замерзания повысится до —3,0, —2,5°.

Физиологическая зависимость состоит в том, что холодоустойчивость и анабиоз определяются не самой точкой замерзания (момент начала замерзания), а величиной осмотического давления, которое методически определяется понижением точки замерзания Δ. Многочисленные исследования по морозостойкости растений указывают, что все вещества и все физиологические и химические процессы, повышающие осмотическое давление соков, приводят к повышению морозостойкости (Максимов, 1913, 1929).

Из данных, приведенных выше (табл. 5), мы видим, что повышение точки замерзания происходит не только под влиянием повышения влажности, но и под действием температуры, так как этот сдвиг наблюдается даже в сухом воздухе. За счет действия температуры следует отнести неодинаковую Δ гусениц в течение зимовки. Гусеницы, зимовавшие в условиях внешней температуры, служившие для наших опытов контрольным материалом, могут быть контролем лишь в определенный период.

В условиях зимовки гусениц на открытом воздухе с осени до весны точка замерзания значительно начинает повышаться с апреля, когда в определенные дни температура воздуха поднимается до 20—22° (табл. 10).

В связи с этим гусеницы, взятые из зимующего запаса в апреле, менее холодостойки, чем испытанные в январе. Наступление теплой погоды весной вызывает потерю холодостойкости, а при последующих заморозках может возникнуть массовая смертность не только при замерзании, но и при охлаждении без замерзания.

Таблица 8. Сезонные изменения точки замерзания и переохлаждения диапаузирующих гусениц

	1934 г.			Апрель 1935 г.	
	Ноябрь 7—8	Январь 21	Март 15	8	30
	—4,10	—5,76	—5,45	—5,03	—2,90
	—4,32	—6,20	—4,65	—2,86	—2,90
	—5,73	—5,30	—5,90	—3,66	—2,31
		—6,40	—5,70	—3,28	
		—5,70	—5,75	—3,60	
		—6,14	—5,45	—3,98	
Среднее . .	—4,71	—5,91	—5,50	—3,71	—2,70
Температура переохлаждения . . .	—21°	—25°	—25°	—9,5—18,6°	

Сезонные изменения точки замерзания, повышение ее весной и большая смертность в это время при резких сменах температуры известны у ряда насекомых (Пэйн, 1926, Genylard and Portier, 1916, Knight, 1922). Такую же картину мы наблюдали у гусениц лугового

мотылька. Наши опыты дают основание считать, что с повышением температуры к весне окончание диапаузы наступает задолго до окукления или ясно обнаруживаемых процессов развития, а окончание диапаузы характеризуется повышением обмена веществ, при этом осмотическое давление понижается и в результате происходит потеря холодостойкости. Весьма вероятно, что и у гусениц кукурузного мотылька, как это имеет место у некоторых других насекомых, например, Culex pipiens (Buxton, 1935), трата энергетических запасов, в первую очередь жира, приводит к образованию метаболической воды, понижающей осмотическое давление тканевой жидкости.

Холодостойкость и точка замерзания у гусениц кукурузного мотылька колеблются не только в различные сезоны, но в разные годы. Так, у гусениц, полученных мной зимой 1937 г., точка замерзания в среднем изменялась следующим образом: январь −3.4, март −5.0. Если сопоставить температуры воздуха зимнего сезона 1934/35 г. и 1936/37 г. в тех условиях, в которых зимовали эти гусеницы (Ленинград и Западная Украина), оказывается, что последние осень и зима были теплыми и морозы наступили лишь после 18 января. Поэтому в январе 1937 г. точка замерзания была выше, чем в январе 1934 г., и выше, чем в марте 1937 г. Таким образом, на этом примере мы видим, что в природных условиях происходит „закалка" гусениц кукурузного мотылька в связи с понижением температуры.

Весьма вероятно, что гусеницы кукурузного мотылька в разных географических и климатических зонах имеют различную холодостойкость и неодинаково переносят зимовку, подобно колорадскому жуку Leptinotarsa decemlineata (Breitenbrecher, 1915) в условиях Северной Америки. В связи с более мягкими зимами, когда значительное понижение температуры наступает лишь на короткое время, можно ожидать большую смертность гусениц кукурузного мотылька. Этим, вероятно, обусловливается значительная гибель этих гусениц в Соединенных штатах Северной Америки в течение зимовки (особенно в верхних частях стеблей) по наблюдениям Бэрбера (Barber, 1924).

6. ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ В СВЯЗИ С ВЛАЖНОСТЬЮ СРЕДЫ И ИЗМЕНЕНИЕМ КОЛИЧЕСТВА ВОДЫ В ТЕЛЕ ГУСЕНИЦ

Внутренние факторы холодо- и морозоустойчивости животных еще далеко не изучены с той полнотой, как у растений, хотя и для последних эти явления окончательно не разъяснены. Не останавливаясь на роли жиров и углеводов, которые, по данным некоторых авторов (Сахаров, Калабухов, Бэкстон), играют роль в холодоустойчивости насекомых, мы основное внимание обращаем на водный обмен как на важный фактор морозоустойчивости и имеющий особенное значение в явлении анабиоза при замерзании. Повышение холодоустойчивости чаще всего связывают с уменьшением количества воды в организме (Payne, 1927, 1926; Сахаров, 1928 и др.), но в последнее время прекрасные работы Робинсона (Robinson, 1927, 1928) объясняют изменения состояния воды в тканях связыванием ее коллоидами под влиянием понижения температуры среды. Его данные согласуются с таковыми физиологов растений (Rosa, 1921, Newton, 1922, 1924) и объясняют явления постепенного „закаливания" животных и растений по отношению к низким температурам. Если еще точно не установлено, происходит ли связывание воды коллоидами протоплазмы или оно наступает в связи с изменением химических свойств под влиянием тех или иных энергетических процессов в организме, состояние воды, несомненно, играет первостепенную роль в явлениях анабиоза и холодоустойчивости. Состояние и количество воды в теле насекомых сильно меняются в зависимости от внешних условий и изменений в течение жизненного цикла и метаморфоза. Так, количество воды резко падает в период коконирования, во время диапаузы, зимовки, т. е. в периоды покоя. В это время увеличивается холодостойкость. Однако количество воды и ее состояние в тканях находятся под влиянием внешней среды, главным образом температуры и влажности, и питания.

Известно, что уход на „зимовку" некоторых насекомых и приостановка их развития зависят не только от понижения температуры, но и от недостатка влажности в окружающей среде или исключительно от нее (гессенская мушка[1], „диапауза" яиц

[1] Цит. по Филипьеву „Фенология и вредители", Изв. Государственного института опытных агрономов, № 6, 1927.

саранчевых). Окончание зимовки и диапаузы у ряда насекомых наступает с повышением атмосферной или почвенной влажности и температурой. Кукурузный мотылек на личиночной фазе резко реагирует на внешние условия и особенно на колебания влажности. Щеголев (1934), Бэбкук (Babcoock, 1924), Despite Мончадский (1935) указали, что окукление после зимней диапаузы сильно стимулируется контактной влажностью, без которой гусеницы в огромном большинстве случаев продолжают диапаузировать и, в конце концов, погибают. В этом отношении чрезвычайно интересны опыты Мончадского, показывающие, что при наличии воды перезимовавшие диапаузирующие гусеницы активно поглощают воду через рот. Мончадский не только показал, что гусеницы в условиях контактной влажности в течение немногих часов и даже минут могут сильно увеличиваться в весе, иногда более чем вдвое, но и описал процесс заглатывания воды. Только такие „пьющие“ гусеницы способны закончить свое развитие и окуклиться.

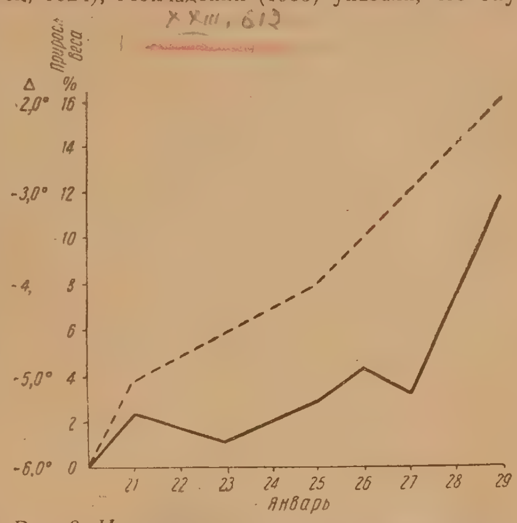


Рис. 3. Изменение веса и точки замерзания у одной гусеницы в условиях 100% влажности и при температуре 22°

Отсюда возникает ряд вопросов, связанных с холодоустойчивостью. Если гусеницы пьют воду, то осмотическое давление их соков может уменьшиться, что отразится на повышении точки замерзания, а мы уже видели, что повышение точки замерзания приводит к потере способности, к анабиозу и гибели под влиянием отрицательных температур. Кроме того, может

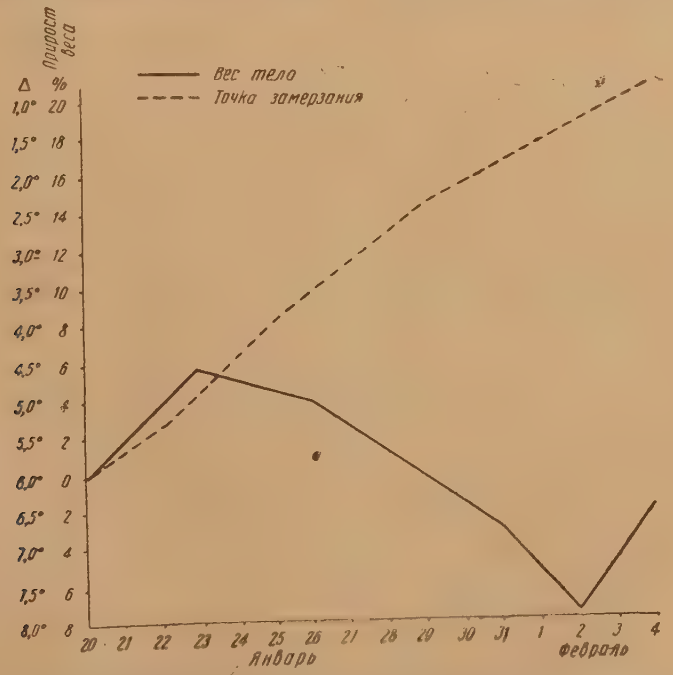


Рис. 4. Изменение веса (—) и точки замерзания (------) у одной гусеницы в условиях 100% влажности и при температуре 22°

быть разрешен вопрос о том, является ли причиной слабой холодоустойчивости высокое содержание воды в теле, т. е. имеется ли связь между потерей холодоустойчивости и повышением сокового

коэфициента. Обнаруженные Мончадским явления позволяют точным методом разрешить эту задачу, которую на других объектах из насекомых, не поглощающих воды в состоянии диапаузы, разрешить едва ли возможно.

В своих опытах я применил методику Мончадского: с момента помещения гусениц в условия контактной влажности или другой влажности гусеницы систематически взвешивались на аналитических весах, но, кроме того, когда это требовалось, производилось определение холодоустойчивости, точки замерзания и общего количества воды в теле (сокового коэфициента). Результаты представлены на рис. 3—6 и в табл. 9, 10, 11.

В наших опытах, так же как и в опытах Мончадского, гусеницы увеличивались в весе в первые дни, а затем вес их начинал падать. В этот период точка замерзания повышается. Даже при малом поглощении воды точка замерзания повышается резко и продолжает

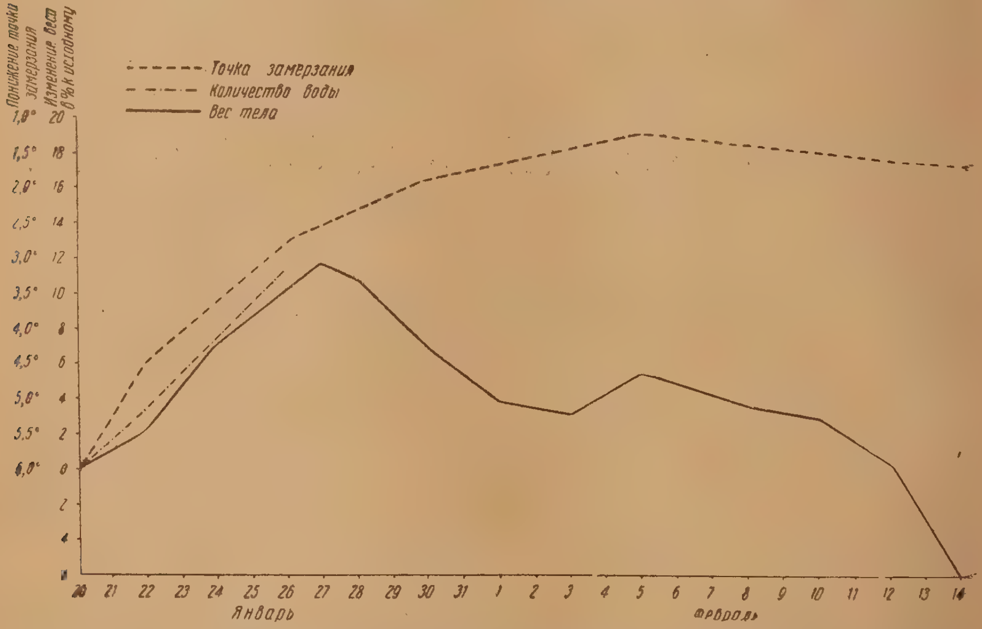


Рис. 5. Изменение веса и точки замерзания в среднем у нескольких гусениц в условиях контактной влажности и при температуре 22°

Таблица 9. Потеря в весе при 85% влажности и изменение точки замерзания

№ гусеницы	Потеря в весе за 15 суток в %	Точка замерзания	Потеря в весе за 24 суток в %	Точка замерзания	Суточная потеря в весе	Соковый коэфициент
18	19,5	—4,60				
20	23,0	—4,20				
17	11,2	—3,10	26,2	—3,30	1,09	45,6
15	16,2	—1,80	25,2	—2,80	1,05	56,3
11	14,5	—2,60	25,8	—2,60	1,07	55,6
2	—	—	36,4	—3,60	1,50	63,8
3	—	—	21,2	—2,24	0,88	58,2
В среднем . .	16,88	—3,26	26,96	—2,91	1,12	55,9

итти вверх после того, как гусеница прекращает пить воду и теряет в весе. Только при условии непрерывного и сильного падения веса точка замерзания иногда может снова несколько понизиться. Из этого следует, что повышение точки замерзания зависит не только от количества поглощенной гусеницей воды, а также от изменения осмотического давления под влиянием других физиологических процессов и, вероятнее всего, под влиянием образующейся метаболической воды как следствия расхода запасных веществ, в первую очередь жира и затем углеводов и белков. Из рис. 6 видно, что гусеницы, содержащиеся в условиях 85% влажности и 22°, непрерывно теряя в весе, главным образом за счет потери воды, тем не менее характеризуются постепенным повышением точки замерзания.

Изменение точки замерзания у этих гусениц происходило следующим образом (табл. 10).

На скорость и величину потери в весе влажность воздуха влияет сравнительно мало. Так, в условиях различной влажности было по-

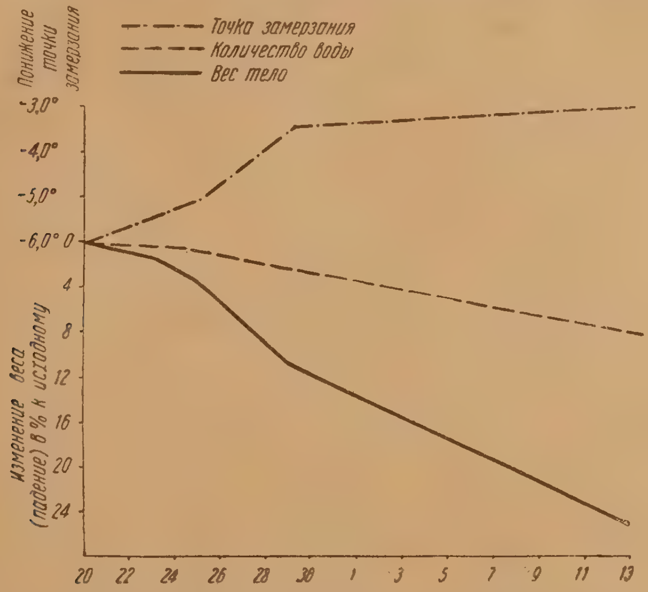


Рис. 6. Изменение веса, количества воды и точки замерзания в среднем у нескольких гусениц в условиях 85% влажности и температуре 22°

Таблица 10

№ гусеницы	Точка замерзания			
	25.I	29.I	4.II	13.II
18	—5,40	—4,10	—4,60	—
20	—4,90	—2,40	—4,20	—
17	—4,70	—3,24	—3,10	—3,30
15	—5,00	—3,70	—1,80	—2,80
11	—5,60	—4,00	—2,60	—2,60
В среднем . . .	—5,12	—3,49	—3,26	—2,90

мещено по 10 гусениц: через 15 суток средняя потеря в весе была следующая:

Относительная влажность в %	85	50	10
Потеря в весе в % к первоначальному весу	16,9	18,4	19,6

Гусеницы, столько теряющие в весе, уже не выдерживают ни кратковременного замерзания, ни охлаждения в течение суток.

Теперь нам остается рассмотреть зависимость между изменениями веса тела гусениц, их соковым коэфициентом и холодоустойчивостью. Обратимся к данным, помещенным в табл. 11 и 12.

Таблица 11

В условиях зимовки			После 1 суток пребывания в насыщенной атмосфере при температуре 22°				
№ гусеницы	вес гусеницы в мг	соковый коэфициент	№ гусеницы	первоначальный вес гусеницы в мг	окончательный вес гусеницы в мг	изменение в весе за сутки в мг	соковый коэфициент
1	111,2	58,6	1	131,2	131,4	0 2	58,6
2	102,8	58,3	2	127,6	127,0	−0,6	58,0
3	91,2	64,4	3	124,4	124,0	—0,4	57,6
4	88,4	63,5	4	105,4	106,2	0,8	60,1
5	87,8	64,6	5	90,0	89,6	—0,4	60,6
6	73,4	57,7	6	81,2	81,2	0,0	60,8
7	55,0	64,7	7	67,0	66,6	−0,4	65,2
8	51,6	65,5	8	64,0	64,0	0,0	65,0
9	44,4	65,3	9	60,0	59,4	−0 6	63,6
10	44,2	66,6	10	51,8	54,0	2,2	63,7
В среднем	75,0	62,86		90,26	90,34	0,08	61,32

Таблица 12

После 6 суток пребывания в насыщенной атмосфере при температуре 22°					
№ гусеницы	первоначальный вес гусеницы в мг	окончательный вес гусеницы в мг	изменения в весе в мг за 6 суток	изменения в весе в % за 6 суток	соковый коэфициент
1	135,8	135,8	0,0	0,0	65,3
2	110,0	115,2	5,2	4,72	62,7
3	95,2	96,2	1,0	1,05	61,9
4	87,2	89 6	2,4	2,75	65,7
5	85,0	121,2	36,2	42,60	73,4
6	70,0	80,6	10,6	15,18	71,7
7	52,6	58,2	5,6	10,65	68,7
8	42,0	50,2	8,2	19,50	75,6
9	36,0	38,2	2,2	6,10	72,7
В среднем . . .	79,31	87,24	7,93	11,39	68,63

Таблица 13. После 25-суточного пребывания при 85% влажности и температуре 18°

№ гусеницы	Первоначальный вес гусеницы в мг	Окончательный вес гусеницы в мг	Потеря в весе в мг за 25 суток	Изменение в весе в % за 25 суток	Соковый коэфициент
1	126,2	92,3	33,9	26,8	55,6
2	104,3	75,7	18,6	17,8	58,3
3	96,2	75,9	20,3	21,1	58,2
4	86,2	62,1	24,1	28,0	45,6
5	82,6	58,9	23,7	28,7	56,3
6	66,2	42,3	23,9	36,0	63,8
7	56,2	39,7	16,5	31,2	60,4
В среднем . .	88,27	65,27	23,0	27,09	56,88

Гусеницы, пробывшие сутки в насыщенной атмосфере, не изменились в весе, и их соковый коэфициент почти такой же, как у контрольных. После 6-суточного пребывания при контактной влажности гусеницы прибавили в среднем на 11,39% от первоначального веса и содержание воды в теле повысилось на 19%,6, а количество сухого вещества понизилось на 6,4%. В условиях 85% влажности гусеницы сильно потеряли в весе и содержание воды в их теле уменьшилось на 16,9%, а сухого вещества на 17,8%.

При влажности ниже 100% гусеницы теряют холодостойкость медленнее, чем в насыщенной парами атмосфере, точка замерзания изменяется медленнее и через 16 дней повышается с —6° до —3° и только через месяц до —2°. Происходит непрерывное и значительное падение гусениц в весе (рис. 6). Гусеницы, как правило, не окукливаются. Окукливание при данной влажности происходит лишь в очень редких случаях. Гусеницы, в конце концов, погибают.

При наличии контактной воды гусеницы теряют холодостойкость быстро при условии, если они поглощают воду. Точка замерзания повышается более резко и через 10 дней достигает в среднем —1,8°, а через 16 дней —1,2°. Вначале гусеницы резко прибавляют в весе за счет активного поглощения воды[1] и общее количество воды в их теле возрастает с 62 до 68,6% через 6 суток. Затем, если гусениц лишить возможности соприкосновения с контактной водой, наступает падение в весе, повышение точки замерзания приостанавливается и последняя может даже несколько понизиться.

В условиях контактной влажности гусеницы окукливаются. В наших опытах окукливание началось через две недели с момента помещения их в контактную влажность (в апреле) и через 18 дней процент окуклившихся достиг 50.

Можно ли считать, что причиной потери холодостойкости является повышение сокового коэфициента? Резкое падение выживаемости при испытании на температуру —21° наступает после 8—9-суточного пребывания в условиях 100% влажности (см. табл. 4), когда точка замерзания повышается до —3—2°. Максимального веса в результате поглощения воды, однако, гусеницы достигают в среднем через 7 дней, когда прибавление в весе в среднем достигает 12%. Таким образом, падение холодостойкости происходит не в наиболее усиленный период поглощения воды, а несколько позже. Затем потеря холодостойкости и анабиоза происходит и при падении в весе, когда соковый коэфициент уменьшается. Это имеет место при содержании гусениц при влажности меньшей, чем 100%, и при температуре 20—22°. Так, при 85% влажности количество воды (табл. 12) снизилось с 63—61 до 56,88%, или на 16,9% к первоначальному количеству воды. У некоторых гусениц содержание достигло до 45,6% и тем не менее такие гусеницы не выдерживают даже начального замерзания или переохлаждения. Таким образом, абсолютное повышение или понижение количества воды в организме играет косвенную и притом второстепенную роль в изменении холодостойкости. Опыты с кукурузным мотыльком подтверждают мои данные, полученные на гусеницах озимой совки и лугового мотылька, которые также говорят о том, что потеря холодостойкости не связана непосредственно с повышением сокового коэфициента (1935 а, б). Очевидно, поглощение воды и ее увеличение в организме являются лишь толчком, способствующим более быстрому изменению состояния воды и уменьшению осмотического давления тканевых соков. Последние явления могут наступать и без увеличения воды в теле

[1] В опытах Мончадского некоторые гусеницы вдвое увеличились в весе.

гусеницы, но в опыте с 25-суточным содержанием при 25% влажности гусеницы потеряли не только воду, но и сухое вещество; потеря эта достигала 17,8%. Очевидно, за счет повышения энергетических процессов, сопровождающихся тратой запасных веществ, наступает потеря холодостойкости, как это было найдено у других насекомых (Калабухов, Бэкстон). В пользу этого указывают данные Финка (Fink, 1925), изучавшего зимовку жука Leptinotarsa decemlineata. Несмотря на потерю воды после окончания питания с 76,4 до 56% по уходе в почву, личинки тем не менее остаются не выносливыми к низким температурам и, чтобы перенести зимовку, должны глубоко зарываться в почву. Объяснение этого явления можно видеть в том, что, по данным Финка, у этого жука происходит непрерывная значительная трата жира, количество которого к началу зимовки достигало значительной величины (29%). При этом вес тела в течение зимовки не меняется.

У гусеницы кукурузного мотылька, однако, редукция жира начинается перед окукливанием и продолжается во время куколочной фазы (Timon-David, 1928).

7. ЯВЛЕНИЯ ПЕРЕОХЛАЖДЕНИЯ

Диапаузирующие гусеницы лугового мотылька способны к сильному переохлаждению. Они, как правило, сильно переохлаждаются до —18°, —21° и ниже. У диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька подобная закономерность отсутствует. Опыты показали, что при охлаждении в криогидрате с температурой —21,2° замерзло следующее количество гусениц при температуре их тела:

Температура тела	—2—3°	—4—6°	—7—9°	—10—12°	—13—15°	—16—18°	ниже —19° не замерзло
Число гусениц, давших температурный скачок	0	7	6	11	4	9	12

Количество замерзающих гусениц в условиях различных температур зависит от скорости охлаждения и, повидимому, от предшествующего физиологического состояния. В табл. 1 и 2 мы видели, что количество замерзающих гусениц варьирует чрезвычайно сильно в разных опытах, но при одной и той же температуре криогидрата. Суммируя некоторые опыты при температурах —11° и —21°, имеем:

Длительность охлаждения	Температура криогидрата	Не замерзло	Замерзло	% переохлаждения
30 минут	—11,2°	39	9	81,1
30 „	—21,2°	28	32	46,7

Таким образом, гусеницы способны переохлаждаться до температуры тела ниже —21,2° и количество таких гусениц достигает почти 50%. При —30° переохлажденных гусениц не было, все они оказались замерзшими. Однако не исключена возможность переохлаждения гусениц до этой температуры, так как мои опыты с другими насекомыми и опыты Калабухова (1935) говорят о том, что путем медленного охлаждения можно добиться большего переохлаждения. Действительно, степень переохлаждения возрастает при более медленном охлаждении, что видно из следующих данных (табл. 14).

Различная скорость охлаждения при одной и той же температуре криогидрата достигалась путем дополнительной изоляции гусениц

Таблица 14. Температура криогидрата —11,2°

Скорость охлаждения в секунду	Число замерзших до температуры —11,2°	Число переохлажденных	В %
0,0022°	2	21	91,3
0,0070°	1	18	94,8
0,0293°	2	4	66,6
0,0372°	4	1	20,0

от внешней температуры. Если мы охлаждаем гусениц поодиночке, например, при —21°, то процент замерзших всегда больше, чем среди 10—20 гусениц, помещаемых одновременно в ту же температуру криогидрата. Это зависит от того, что охлаждаемая масса гусениц во втором случае больше и охлаждение идет медленнее. В естественных условиях, когда падение температуры протекает сравнительно медленно, гусеницы кукурузного мотылька переохлаждались до —25°. Процент переохлажденных при вскрытии стеблей на открытом воздухе при этой температуре равнялся 44 (из 100 гусениц). Однако переохлажденное состояние таких гусениц очень неустойчиво: достаточно прикосновения пинцета при извлечении их из стеблей, для того чтобы наступило почти мгновенное замерзание.

При температуре воздуха в зимних условиях —11° я не находил ни одной замерзшей гусеницы, хотя подобная температура держалась несколько суток подряд. При охлаждении в криогидрате с температурой —11° часть гусениц, однако, замерзала. Из данных по влиянию температуры и влажности среды на точку замерзания и холодостойкость можно видеть, что эти факторы среды не влияют (во всяком случае достаточно отчетливо) на степень переохлаждения. Гусеницы из зимних условий с низкой точкой замерзания и гусеницы с высокой точкой замерзания после содержания при комнатной температуре и влажности переохлаждаются приблизительно одинаково и даже могут переохлаждаться до температуры —20° и замерзать постепенно без температурного скачка. Отмечается лишь слабая тенденция к уменьшению способности переохлаждения после длительного содержания при температуре 22°. Повторные охлаждения также мало влияют на смещение величины переохлаждения. Примером может служить следующий протокол опыта.

Опыт 25. Температура криогидрата —21,2°. 10 гусениц в течение 15 минут были выдержаны при температуре —21°. 6 из них оказались замерзшими, 4 переохлажденными. Последние были отогреты при температуре 14° в течение 5 минут и затем снова помещены в криоскоп и выдержаны опять 15 минут при температуре —19,2°. Они оказались не замерзшими. Опыт был повторен третий раз с тем же результатом. Четвертое охлаждение дало 1 замерзшую гусеницу, а только пятое охлаждение вызвало замерзание 3 гусениц.

Гусеницы лугового мотылька и озимой совки при данной скорости охлаждения и при этой температуре криогидрата всегда замерзают при вторичном охлаждении.

Что касается длительности переохлажденного состояния, то она варьирует в зависимости от внешних условий, видовых особенностей и постановки опыта. Во всяком случае у очень многих насекомых способность пребывать долгое время в состоянии переохлаждения не вызывает сомнения, хотя ряд авторов (Бахметьев, Робинсон) пришел к противоположному выводу. Гусеницы кукурузного мотылька и лугового мотылька выдерживали всю зимовку на открытом воздухе в условиях Ленинграда, пребывая по нескольку месяцев в переохлажденном состоянии. Личинки жуков-короедов, зимуя под корой деревьев, подвергаются воздействию длительных низких температур.

Так, около Уфы в 1935/36 г. они находились в переохлажденном состоянии с середины октября по апрель при средней температуре воздуха с 1.I по 1.IV —11,1° и минимальной —30°. Так как кора дерева, над которым велось наблюдение, была сильно изъедена и отставала от древесины, то температура в этом местообитании отличалась не больше чем на 1—2° от внешней среды. В экспериментальных условиях диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька выдерживали в переохлажденном состоянии не меньше месяца при постоянной температуре —21°.

Резюмируя наши опыты, мы видим, что:

1. Степень холодостойкости диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька не зависит от их способности к переохлаждению. Они могут незначительно переохлаждаться, замерзать и затем „оживать". Однако после длительного пребывания при температуре около —20° переохлажденные гусеницы погибают, но при более высоких температурах в переохлажденном состоянии гусеницы могут пребывать долгий срок—месяц и больше.

2. Степень переохлаждения сильно вариирует и не находится в корреляции с точкой замерзания, а также с внешними условиями содержания—температурой и влажностью.

3. На степень переохлаждения главное влияние оказывает скорость охлаждения. Чем меньше скорость охлаждения, тем ниже температура переохлаждения.

4. Нижняя граница переохлаждения при медленном охлаждении находится между —25 и —30°.

Эти данные представляют интерес в том отношении, что гусеницы кукурузного мотылька по своим реакциям к низким температурам резко отличаются от других насекомых.

8. ТОЧКА ЗАМЕРЗАНИЯ И ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ

Степень понижения точки замерзания (△) крови, мочи, растительных соков и других выделенных из организма жидкостей обусловлена, как известно, величиной осмотического давления, на чем основан весьма точный криоскопический метод его определения. Можно ли судить об осмотическом давлении жидкостей целого организма гусеницы по точке ее замерзания, когда температура тела определяется при помощи термоспая контактным методом? Если колебания точки замерзания близко соответствуют колебаниям осмотического давления соков гусениц, то мы вправе придавать очень большое значение осмотическому давлению в явлениях холодостойкости, выживаемости, диапаузы и метаморфозе. Для того чтобы проверить, является ли точка замерзания у гусениц кукурузного мотылька величиной, отражающей суммарное осмотическое давление тканевых соков, я сравнивал точку замерзания неповрежденной целой гусеницы с точкой замерзания той же гусеницы, но раздавленной и растертой в кашицу. Специальные опыты с луговым мотыльком, кукурузным мотыльком, икрой форели показали мне, что определения △ раздавленных гусениц или икринок дают величины постоянные, не зависящие ни от скорости охлаждения, ни от повреждения тканей.

Правда, в литературе имеются указания, что сам метод приготовления соков может отражаться на величине осмотического давления (Рубинштейн, 1932). У теплокровных животных с совершенной осморегуляцией колебания △ в пределах сотых градуса уже имеют значение и должны быть учтены. В условиях моих опытов изменения △ в связи, например, с выходом из диапаузы настолько велики, что колебаниями сотых градуса можно смело пренебречь.

Мы уже видели выше, что в течение нескольких дней точка замерзания диапаузирующих гусениц может с —6, —5° подняться до —1° и это происходит всегда закономерно при содержании в определенных условиях среды.

Когда мы определяем точку замерзания у целой живой гусеницы и затем у гусеницы, раздавленной и растертой, то оказывается, что различия в точке замерзания невилики, что можно видеть из следующих данных.

Таблица 15

№ опыта	Температура криогидрата	Температура переохлаждения	Точка замерзания	Окончательная температура тела
107. Неповрежденная гусеница	—11,1°	—5,01°	—4,48	—4,60°
Раздавленная	—11,1°	—7,25°	—4,37	—
106. Неповрежденная				
1-й раз	21,2°	—6,70°	—4,32	—4,33°
2-й раз	—	—7°	—4,2	—4°
Раздавленная	—	—7,59°	—4,32	—

В первом опыте разница равнялась 0,11, во втором ее не было. Это показывает, что точка замерзания у гусениц кукурузного мотылька почти совсем не зависит от того, каким методом мы ее определяем. Интересным является результат другого варианта опыта. У трех гусениц при помощи контактного электротермометра (термоспая) поочередно была определена точка замерзания, после чего все эти три гусеницы были раздавлены и точка замерзания была у них определена суммарно. Среднее арифметическое точек замерзания трех гусениц точно соответствовало точке замерзания при суммарном определении их же, но раздавленных вместе.

Таблица 16

Температура криогидрата	№ гусеницы	Температура переохлаждения	Точка замерзания	Окончательная температура тела
—21°	1	—5,60°	—5,08	—5,37°
—21°	2	—5,50°	—4,85	—5,40°
—21°	3	—5,43°	—4,65	—4,65°
Среднее арифметическое			—4,86	—
Все три гусеницы, раздавленные вместе		—8,4°	—4,85	—

Подобные результаты у гусениц кукурузного мотылька получаются независимо от скорости охлаждения, но при условии, если гусеницы предварительно не подвергаются значительному замораживанию. Эти данные дают нам основание считать, что по точке замерзания целой живой гусеницы кукурузного мотылька можно судить об осмотическом давлении ее соков. Следует отметить, что у гусениц лугового мотылька обычно имеется разница в точке замерзания живых и раздавленных, у последних она, как правило, выше. Переводя величину Δ на осмотическое давление по формуле $= \frac{\Delta}{1,85} 22,4$ атм.,

мы видим, что у зимующих диапаузирующих гусениц оно достигает в среднем 71,7—атм. ($\Delta = -6°$), а у гусениц, окончивших диапаузу незадолго до окукления, 12,1 атм. ($\Delta = 1°$) и может быть еще меньшим.

Если даже эти величины не являются совершенно точными в связи с тем, что при определении Δ мы имеем дело с гомогенным материалом, они в целом сохраняют свое значение, указывая на порядок колебаний.

Полученные результаты позволяют нам притти к некоторым выводам общего характера, речь о которых идет в следующей главе.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

а) Анабиоз

Известно, что явление анабиоза возникает в результате различных причин: высыхания (некоторые коловратки, тардиграды, нематоды, низшие ракообразные), повышенной солености среды (инфузория Cladotricha koltzowii, рачок Herpacticus fulvus, полихета Fabricia sabella) и при замерзании.

Однако явления анабиоза толкуются либо очень широко (Шмидт. Анабиоз, 1935), либо суживаются до пределов, когда анабиозу по существу не остается места среди биологических явлений (Калабухов, Спячка животных, 1936). Оба эти автора отрицают возможность анабиоза при замерзании, основываясь как на собственных наблюдениях, так и на исследованиях, появившихся в литературе за последние годы. Следует согласиться, что те явления „анабиоза“, которые описывает Бахметьев (1899—1911) у насекомых и летучих мышей, не могут быть отнесены к настоящему анабиозу. По Бахметьеву, анабиотическое состояние соответствует периоду нахождения организма между точкой замерзания и „критической температурой“. Оживание действительно нередко наступает после того, как в организме при его охлаждении произошел температурный скачок и началось замерзание соков, но в этом случае „оживание“ наблюдается только тогда, когда мы извлекаем организм из охлажденной среды, до того как температура тела достигла температуры среды в криоскопе и до окончания процесса замерзания. Бахметьев же предполагал, что уже при температуре —4° все соки организма полностью замерзают и поэтому ниже этой температуры наступает анабиотическое состояние. Опыты Бахметьева и последующих исследователей показали, что если организм во-время не будет извлечен из охлаждающей смеси после температурного скачка, процесс замерзания окончится и температура тела примет температуру среды (криогидрата), то „оживание“ уже не наступает. Эти опыты говорят о том, что процесс замерзания, идущий до конца при данной температуре, нарушает целостность организма и вызывает его гибель. Основными моментами, определяющими выживаемость, являются: степень понижения температуры тела ниже точки его замерзания и количество времени, прошедшее с начала замерзания. Вправе ли мы относить это кратковременное состояние к явлениям анабиоза?

К анабиозу при замерзании следует отнести те явления „оживания“, которые наступают после длительного пребывания в состоянии „мнимой смерти“ в результате замерзания, когда физиологические процессы практически не удается обнаружить и когда состояние замерзания (или высушивания) не отражается вредно на дальнейшем состоянии и поведении организма. Подобного рода явления нами обнаружены у гусениц кукурузного мотылька. Гусеницы оживали после того, как произошел температурный скачок и температура их тела понижалась ниже точки замерзания и ниже „критической“ тем-

пературы и после длительного пребывания в замерзшем состоянии при любой температуре до —30°.

Если оживание большинства организмов зависит от степени понижения температуры тела ниже точки замерзания их соков, то у диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька величина охлаждения не имеет значения по крайней мере в пределах до —30°. Само собой разумеется, что в таком замерзшем состоянии, когда тело гусеницы становится твердым и ломким, жизненные процессы сведены к минимуму, если не к нулю. Тем не менее подобное состояние является вполне устойчивым, и образование льда в тканях не оказывает своего разрушительного действия в течение длительного срока.

Подтверждение существования анабиоза при замерзании мы находим и у гусениц медведиц (Arctia). Хорошо известна способность морских звезд на литорали во время отлива замерзать зимой настолько сильно, что лучи их ломаются,—а после оттаивания оживать. Я полагаю, что проверка некоторых наблюдений и опытов прежних исследователей на тех же объектах является сейчас необходимой. Во всяком случае можно положительно утверждать, что анабиоз при замерзании существует, что некоторые, хотя и немногие, животные выдерживают образование льда в теле и в таком замерзшем состоянии могут пребывать долгое время, исчисляемое днями.

Сопоставляя между собой явления, вызывающие анабиоз,—высыхание, замерзание и „солевой анабиоз", можно убедиться, что во всех случаях мы имеем общее явление—повышенное осмотическое давление и связывание воды коллоидами протоплазмы. Повидимому, только те организмы, которые способны выносить сильные колебания осмотического давления (гетеросмотические) и у которых эти изменения являются обратимыми, могут впадать в анабиотическое состояние, т. е. выживать после периода „мнимой смерти". У организмов, впадающих в состояние анабиоза, как правило, происходит сильная потеря воды из тканей. Поэтому П. Ю. Шмидт (1923) указывает, что „анабиоз при замерзании сводится по существу к анабиозу при высушивании, ибо он обусловливается главным образом отнятием воды от живого вещества". Действительно, и при солевом анабиозе у водных животных происходит отнятие воды, доходящее до 60% общего веса тела у Fabricia (Тарусов). Однако из опытов с гусеницами кукурузного мотылька следует, что осмотическое давление может быть очень высоким (точка замерзания до —6°) и без значительной потери воды, когда количество воды лишь на 5—7% ниже нормального и достигает у некоторых до 70% от общего веса тела.

При замерзании эти гусеницы становятся совершенно твердыми и хрупкими, т. е. у них наблюдается значительное образование льда. Таким образом, мы имеем два рода явлений. В одних случаях ничтожное содержание воды приводит к задержке всех жизненных процессов и способствует сильному переохлаждению, в других случаях общее содержание воды может быть высоким, сильного переохлаждения не наступает, но организм выдерживает замерзание.

Общим моментом для тех и других является высокое осмотическое давление. Однако каким образом последнее предохраняет организм от гибели после замерзания, остается неясным. Можно предполагать, что замерзает не вся вода и остается некоторое количество осмотически связанной воды, концентрация которой все время повышается по мере вымерзания. Об этом можно судить по тому факту, что смертность гусениц кукурузного мотылька увеличивается после 3-недельного пребывания в замерзшем состоянии вследствие продолжающихся процессов обезвоживания.

Такая точка зрения соответствует взглядам ботаников на причину выносливости растений к замерзанию. Максимов пишет (стр. 7, 1929): „Вышеупомянутыми работами (Chandler, 1913; Okerman, 1927) было, таким образом, установлено, что устойчивость к морозу может быть искусственно повышаема при помощи сахаров и других защитных веществ и что основной причиной повышения этими веществами холодостойкости является удержание ими части воды в незамерзшем состоянии и, следовательно, уменьшение количества образующегося льда“.

В своей книге Шмидт, давая определение анабиоза и схему явлений, относящихся к нему, допускает некоторые противоречия. Так, он считает, что „в своем крайнем выражении оно более или менее полное прекращение жизненных процессов (о чем автор книги пишет несколькими строками выше. *Л. Л.*) вызывает полную остановку жизни и может быть названо полным анабиозом“ (стр. 257). Далее в своей схеме к п о л н о м у (разрядка моя) анабиозу Шмидт (стр. 259) относит явления летней и зимней спячки, стадии покоя, включая сюда, очевидно, и явления диапаузы насекомых. Совершенно ясно, что спячка и диапауза не только не сопровождаются полной остановкой жизненных процессов, а характеризуются лишь замедлением процессов обмена без полной остановки процессов дыхания и кровообращения. Поэтому эти явления не могут входить в категорию „полного анабиоза“. Конечно, провести резкую границу между полным и неполным анабиозом не всегда возможно и пока еще не доказано и вряд ли может быть доказано то, что при высушивании и замерзании отсутствуют всякие жизненные процессы.

Последнее понятие необходимо сохранить в том виде, в каком оно было предложено Прейером (1873) и трактовалось Клодом Бернаром (1878), Ферворном, Бахметьевым и др., для характеристики „скрытой жизни».

Таким образом, под анабиозом мы понимаем такое состояние организма, при котором основные физиологические проявления и процессы—раздражимость, мышечная сократимость, дыхание, кровообращение—приостанавливаются или замедляются настолько, что их не удается обнаружить. Остановка этих жизненных явлений не исключает того, что минимальные процессы обмена все же протекают, так как и в этом состоянии организмы, в конце концов, погибают, если их лишить возможности выхода из него.

Очевидно, что вышеуказанные физиологические процессы приостанавливаются при высушивании, в случае замерзания крови, гемолимфы, при значительном образовании льда в тканях и полостях. При сильном переохлаждении, а также при увеличении осмотического давления („осмотический анабиоз“), в условиях отсутствия кислорода (анаэробиоз для аэробных животных) или повышенного содержания углекислоты процессы дыхания, кровообращения и мышечного сокращения могут также отсутствовать и эти явления мы тоже относим к анабиозу. Что же касается таких стадий покоя, как цисты простейших, споры бактерий, семена растений и т. п., то, повидимому, далеко не во всех случаях здесь имеются налицо явления анабиоза, так как не всегда они сопровождаются остановкой дыхания.

б) Д и а п а у з а

Выше мы указали, что явления диапаузы не входят в категорию анабиоза.

Во время диапаузы гусеницы бабочек не теряют раздражимости, двигаются, дыхание понижено, но все же поглощение кислорода имеет место. Гусеницы кукурузного мотылька способны

к целесообразным реакциям—строят кокон, забираются в стебли растений и при известных условиях пьют воду. Общими моментами, характеризующими диапаузу и анабиоз, является то, что состояние покоя вызывается в первую очередь значительным понижением количества воды в теле или увеличением осмотически и коллоидно связанной воды. Вследствие этого, как показали наши опыты с гусеницами лугового и кукурузного мотылька, явления повышенной холодостойкости и анабиоза при замерзании наблюдаются у них только при диапаузе и могут служить критерием диапаузы.

Понимание причин, вызывающих диапаузу, весьма важно для разрешения вопроса практической энтомологии и для выяснения далеко еще не ясных закономерностей в развитии многих насекомых. Я не буду останавливаться на многочисленных исследованиях, посвященных изучению диапаузы, и причин, ее вызывающих. Следует указать только, что мы не имеем общепринятой теории, и взгляды исследователей не только сильно различаются по этому вопросу, но часто весьма противоречивы.

Изучение холодостойкости и анабиоза у насекомых привело меня к некоторым выводам, которые могут быть полезны в разрешении вопроса о диапаузе. Наши опыты показывают, что с момента прекращения питания гусеничной фазы организм теряет воду. Потеря воды приводит к повышению осмотического давления соков, о чем можно судить по понижению точки замерзания. После окончания питания до окукления гусеницы находятся в покое—состоянии, напоминающем диапаузу. Однако осмотическое значение в это время не является столь низким, как у диапаузирующих гусениц, хотя общее количество воды у тех и у других может быть почти одинаковым. Гусеницы находятся в состоянии „покоя" самые различные сроки—от „нормального" периода в 3—5 дней, после чего наступает окукление, и до нескольких недель и месяцев (диапауза). Эта неопределенность в продолжительности диапаузы, несмотря на одинаковые условия содержания, весьма мало понятна и затрудняет анализ причин, вызывающих диапаузу. Обращая внимание на величину $\triangle$, можно отметить, что последняя во время диапаузы колеблется и что при низкой $\triangle$ мы имеем прочную диапаузу, а при относительно высокой—неустойчивую диапаузу. Исходя из этого, можно сделать вывод, что длительность диапаузы и ее наступление, возможно, обусловлены увеличением осмотического давления, иначе говоря, увеличением осмотически связанной воды. У гусениц кукурузного мотылька мы наблюдаем, что при высоком осмотическом значении они продолжают диапаузировать, а при понижении его до известных пределов окукливаются. У гусениц лугового мотылька понижение точки замерзания ($\triangle$) относительно не велико, и выход из диапаузы после некоторого периода диапаузирования у них происходит „легче", чем у кукурузного мотылька. Окончание диапаузы лугового мотылька *после зимовки* вызывается повышением температуры среды выше порога развития. У кукурузного мотылька при высокой температуре среды $\triangle$ хотя и повышается, но все же сохраняется низкой, и гусеницы продолжают диапаузировать. Только после того, как гусеницы выпьют небольшое количество воды, точка замерзания резко повышается и начинаются процессы гистолиза. Здесь мы наблюдаем прямую связь между понижением осмотического давления и выходом из диапаузы.

Известно, что понижение концентрации солей в среде может вызвать временную (обратимую) остановку жизнедеятельности. В опытах Тарусова (1927, 1930) над морской полихетой Fabricia sabella состояние „мнимой смерти" под влиянием повышенной концентрации солей продолжалось несколько часов и даже дней (цит. по Рубин-

штейну, 1932). Рубинштейн пишет (стр. 88): „Потеря возбудимости мышц в крепких растворах солей получила название «солевого окоченения» (Salzstarre). Однако опыты, произведенные по описанному выше методу частичной замены солей неэлектролитами, ясно показывают, что причиной окоченения является *не действие солей, а осмотическое отнятие воды*“ (курсив Рубинштейна). Во время диапаузы эти явления, описываемые Рубинштейном, проявляются не столь резко, но отличаются от них не принципиально, а лишь количественно. У гусениц лугового мотылька, по нашим данным, в период диапаузы поглощение кислорода падает по сравнению с первым периодом роста и по сравнению со вторым периодом роста (Коников, О периодах роста гусениц, доклад на сессии Естественно-научного института им, Лесгафта).

У растений, по данным Говорова (1923), наблюдаются сходные явления. В процессе закаливания при низких температурах количество сахаров у озимых резче увеличивается, чем у яровых, при этом снижаются дыхательные процессы и наступают как бы явления анабиоза. Говоров видит в этом причину большей зимостойкости ряда сортов (цит. по Максимову, 1929). О значении повышенного осмотического давления как фактора, усиливающего морозостойкость растений, говорят многие авторы (Максимов, там же).

Повышенное осмотическое давление, несомненно, будет обнаружено и у других диапаузирующих насекомых. Наоборот, у недиапаузирующих осмотическое давление не повышается столь сильно после окончания питания, как, например, у озимой совки.

Явления диапаузы у яиц саранчовых связаны с пониженным количеством воды (Уваров, 1928). По данным Roonwal (1936), в процессе развития яиц Locusta migratoria количество воды увеличивается с 53 до 83%. Несомненно, осмотическое давление диапаузирующих яиц саранчовых должно быть очень высоким, но по мере набухания оно будет падать, в связи с чем следует ожидать и потерю холодостойкости. Стрельников (1936) считает, что питание сухой пищей гусениц лугового мотылька, вызывая уменьшение количества воды в их теле, приводит к большему проценту диапаузирующих.

Длительность диапаузы, возможно, зависит от степени осмотического „окоченения“.

Если исходить из развитых здесь взглядов, становится понятным то, что диапауза возникает под влиянием многих причин. Все те экологические факторы и физиологические процессы, которые так или иначе повышают осмотическое давление соков насекомого, способствуют возникновению диапаузы. С этой точки зрения явление диапаузы должно быть подвергнуто дальнейшему изучению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bobcook K. W., J. Econ. Ent. 17 (1), 1924.—2. Бахметьев П. И., Арх. биол. наук, т. VIII, в. 3, 1900. — 3. Бахметьев П. И., Изв. Акад. наук, XVII, № 4, 1903.— 4. Бахметьев П. И., Природа, № 5, 1912. — 5. Bachmetjew P. I., Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900. - 6. Bodensheimer F. S.. Zool. Jahrb., Abt. Syst. u. Oekolog., Bd. 66, H. 1/2, 1934. — 7. Barber G. W., Psyche, 31, 1924. — 8. Bodine O. H., J. Exp. Zool., No. 32, v. 1, 1921.—9. Bodine O. H., J. Exp. Zool., v. 37, No. 5, 1923.—10 Buxton P., Parasitology, v. 27, No. 2, 1935.—11. Borodin N. A., Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Physiol., Bd. 53, H. 3, 1934.—12. Weigmann, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 134, H. 1, 1936: Biol. Zbl., Bd. 56, H. 516, 1929. —13 Калабухов Н. И., Зоологический журнал, № 4, 1933. — 14. Он же, Бюлл. Московск. о-ва исп. природы, отд. Биол., т. XLII (2), 1933. — 15. Он же, Докл. Акад. наук, № 7, в. 1, 1934. — 16. Он же, Зоологический журнал, т. XIV, в. 1, 1935. — 17. Knight H., Journ. Minn. Agric. Exp. Sta., 393, 1922. — 18. Каптерев, Докл. Акад. наук, т. II, 1935. — 19. Лозина-Лозинский Л., Защита растений, № 1, 1935. — 20. Он же, Докл. Акад. наук, II, № 3—4, 1935 б. — 21. Он же, Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. XIX. в. 1, 1935б. — 22. Максимов Н. А., Изв. Лесн. инст., 25, СПБ, 1913. — 23. Он же, Тр.

 XXIII, 564, 673. — XXV, 274.

прикл. ботан., ген. и сел., т. XXII, в. 1, 1929. — 24. Мончадский А. С, Защита растений, № 3, 1935. — 25. Payne N., Ecology, v. 7, No. 1, 1926. — 26. Payne N., Biol. Bull., v. 52, No. 6, 1927. — 27. Payne N., Biol. Bull., v. No. 55, 3, 1928. — 28. Rahm P., Biol. Zentrbl., 46, 1929. — 29. Robinson W., Techn. Bull. Union of Minnesota, No. 4, 1926. — 30. Robinson W., Journ. Ec. Entomol.. v. 20, 1927. — 31. Robinson W., Journ. Agri. Res.. v. 37, No. 12, 1928. — 32. Roonwal M., Bull. of Entomol. Res., 1936. — 33. Сахаров Н. Л., Журн. оп. агрон. Юго-вост., т. 6, в. 2, 1928. — 33. Рубинштейн, Физико-химические основы биологии, ГМИ, 1932. — 35. Стрельников И. Д., Докл. Акад. наук, 1936. — 36. Shibata K., Mem. Fac. Sc. a. Agric. Taihono. Imp. Univ., v. 16, No. 2, 1935. — 37. Тарусов Б., Журн. эксп. биол. и мед., 16, 1927. — 38. Timon-David C. R., Soc. Biol., XCIX, No. 36, 1928. — 39. Филиппьев И. Н., Изв. Гос. инст. оп. агрон., т. 6, в. 2, 1927. — 40. Fink D. E., Biol. Bull., v. 49, No. 5, 1925. — 41. Uvarow, Locusts and Grasshopners, London, 1928. — 42. Шмидт П. Ю., Анабиоз, Москва, 1935. — 43. Щеголев В. К., Кукурузный мотылек, Ленингр. изд. Визр.

FROST-RESISTANCE AND ANABIOSIS IN THE CATERPILLAR OF PYRAUSTA NUBILALIS HÜBN

by L. C. Losina-Losinski

(From the Ecological Laboratory of the Lesshaft Natural History Institute)

1. The hibernating caterpillars the Pyrausta nubilalis in the «diapause» state, have the power of surviving freezing. Most of caterpillars freeze at a temperature — 21°, but even after remaining for several days in such a state from 90 to 100 per cent of them retain their viability and the capacity for further development. A 20 day frozen state at the above temperature makes the viability fall to 60—65%. Already at — 21° the body of caterpillars freezes to a solid state. The caterpillars can survive a temperature of — 30° for no more than 3 days and show a viability of about 100 per cent.

A part (15—20%) of caterpillars exposed during 30 minutes to —80° C. was found to be still alive 25 hours after thawing and lived for more than a month after that. These caterpillars, however, differed from those frozen at—21° and — 30° C in showing but a feeble if any response to stimuli. Some of them, nevertheless, retain the capacity of independent movements; but with drying up these too gradually perish.

The capacity of enduring the formation of considerable amounts of water in the tissues and, possibly, the complete freezing of the body fluids indicates the possibility of anabiosis in some insects on freezing. The caterpillar of the P. nubilalis possess an anabiosis and survive without any harmful effects a repeated freezing and thawing. In some cases with repeated cooling there occurs an increase in the percentage of supercooled specimens, while in other species of insects (caterpillars of Euxoa segetum, Loxostege sticticalis L.) repeated cooling causes readier freezing and death.

The change in temperature from 25° to 30° and back to 25° does not affect the viability.

Caterpillars can also remain for a long time in a supercooled state, but after a stay of 24 days at the temperature — 20° they perish in mass. The degree of supercooling varies greatly, but does not attain — 30°; the slower the rate of cooling, the lower the temperature of supercooling.

A very strong frost resistance of caterpillars at the «diapause» state is associated with its very low freezing-point (△) (— 4°, — 6°) and a high osmotic value. The osmotic value was determined by the cryoscopic method both in intact caterpillars and in crushed and in ground specimens. The results in all the cases were almost alike.

The frost-resistance of caterpillar varies with the osmoitc value. When is 3° and higher, the caterpillar loses its frost-resistance, i. e., it is no longer capable of surviving freezing and supercooling.

The freezing-point and the osmotic value are controlled by ecological factors. A rise in temperature of the environment, especially above the threshold of development, produces a fall in osmotic value and a rise of the freezing-point. In view of the above' said frost-resistance markedly varies with the seasons, and even from year to year, if the winter temperature are different. By spring there occurs a considerable fall in osmotic value and a marked decrease in frost-resistance, so that even relatively small fluctuations in the temperature can have lethal results.

The fall in osmotic value is especially great in a suroundig with a contact moisture when spring caterpillars absorb water by way of their mouth, a phenomenon first observed by Monchadski (1935). The main cause of the fall in osmotic value is the intensification of metabolic processes, primarily of respiration, under the influence of the rise in the temperature of the environment and of the absorption of water. With the termination of the diapause and the beginning of histolytic processes frost-resistance disappears. Frost-resistance also decreases under conditions of low humidity but slower than with contact moisture. With low humidity at a temperature of —20° caterpillars show a considerable loss in weight due not only to the loss of water, but also to that of dry matter. Rapid loss of weight serves as an index of an intense expenditure of sources (fat, glucose, etc.) of energy and is undoubtedly also one of the main causes of the loss of frost-resistance. Loss of frost-resistance can also occur with the decrease in the content under conditions of low relative humidity but at temperatures, at which development is still possible.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ПЛОДОВИТОСТЬ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

И. В. Кожанчиков

Из Зоологического института Академии наук СССР (дир.—акад. С. А. Зернов)

1. ПОСТАНОВКА ВОПРОСА И МЕТОДИКА

Вопрос о зависимости плодовитости насекомых от влияния экологических факторов, несмотря на его важность для понимания массовых размножений, является слабо разработанным: еще по многим основным положениям не достигнуто единство мнений. Важность вопроса побудила меня произвести систематическое исследование значения экологических факторов в плодовитости трех видов чешуекрылых—озимой совки (Agrotis segetum Schiff.), стеблевого кукурузного мотылька (Pyrausta nubilalis Hb.) и лугового мотылька (Loxostege sticticalis L.).

Соображения о зависимости плодовитости чешуекрылых от условия личиночного питания имеются еще у Seitz (1894). Позже Standfuss (1896), а за ним Enderlein (1902) и Fischer (1902) положили основу экспериментальному изучению зависимости плодовитости от условий среды.

Влияние личиночного питания на плодовитость и именно влияние количества пищи при росте в настоящее время вполне доказана работами Щербиновского (1924), Hoffmann (1933) и других авторов, причем это тесно связывается с размерами особей; попытки связать размеры куколок с плодовитостью самок для особей, собранных в природе, для некоторых видов также дали положительные результаты, хотя в этом случае связь далеко не столь тесна (Ильинский, 1931; Zwölfer, 1931; Левитт, 1934; Пятницкий, 1935, и др.).

Наряду с этими данными имеются факты, указывающие на роль качества пищи при росте и плодовитости; так, Синицкий и Ратнер (1934) установили значительные различия плодовитости самок лугового мотылька в зависимости от качества пищи гусениц. Это было подтверждено позже Данилевским (1936). В последнее время Успенская (1936) произвела исследование влияния питания на плодовитость плодожорки (Laspeyresia pomonella), она указывает, что при питании гусениц одними семенами или одной мякотью яблок, хотя они и развивались до половозрелой фазы, но были более мелкими по сравнению с теми, которые питались и семенами, и мякотью; плодовитость у первых двух групп была снижена. Тем не менее для куколок плодожорки, собранных в природе, определенной зависимости между размерами (весом) и плодовитостью не было.

Тепло при развитии куколок, по одним авторам, влияет на общую плодовитость (Поспелов, 1921; Кожанчиков, 1934 1936), по другим авторам, меняется лишь число откладываемых яиц, тогда как общая плодовитость не меняется (Eidemann, 1931) или, по некоторым авторам, плодовитость вообще не меняется (Zwölfer, 1931; Norris, 1933). Степень влияния тепла при развитии куколок по Поспелову (1911) стоит в связи со спецификой видов; виды чешуекрылых, вылетающие из куколок зрелыми, характерны слабым влиянием тепла при развитии куколок на плодовитость; эта точка зрения разделяется и Eidmann) 1931).

По Norris (1933), у мельничной огневки развитие куколок при повышенной температуре (около 30°) может сказываться увеличением процента стерильных яиц в связи с расстройством деятельности акцессорных желез самцов. Аналогичные неправильности в функциях полового аппарата самцов озимой совки были обнаружены мной и описаны Поспеловым (1934), так же как результат развития куколок в слишком повышенной температуре; подобные же явления наблюдались мной позже (1936) у хлопковой совки.

Влияние условий жизни имаго на плодовитость, по данным Zwölfer (1931), для сосновой совки велико; особенно сильно влияет температура. Аналогичные данные были получены этим автором для монашенки. Значение питания самок лугового мотылька в плодовитости изучалось Рыжевой (1931); она использовала растворы сахарозы

и крахмала, воду, воду с примесью солей и белка, а также исследовала голодавших бабочек. Наибольшая плодовитость самок лугового мотылька наблюдала при питании сахарозой независимо от ее концентрации в пределах 5-10% (по весу), примесь крахмала, солей и особенно белка действовала отрицательно; питание водой давало близкий результат к тому, что и сахар. На отрицательное влияние белка как пищи для бабочек еще ранее указывал Ненюков (1927), что он ставит в связь с отсутствием соответствующих ферментов. Скобло (1935) продолжил исследования Рыжевой в отношении роли питания половозрелой фазы лугового мотылька и пришел к выводу, что питание бабочек сахарозой концентрации выше 5% ведет к задержке созревания самок, дегенерации созревающих яиц, значительному снижению плодовитости и частичному бесплодию; при питании растворами сахарозы в 25% большинство самок остается бесплодными.

Настоящее исследование ставило задачей выяснить влияние факторов среды на плодовитость чешуекрылых, принимая во внимание видовые особенности имагинальной фазы и значение этих факторов на плодовитость при действии их на различные фазы развития особи.

Техника исследования была следующей. Насекомые воспитывались в лаборатории индивидуально; гусеницы озимой совки питались снытью (Aegopodium podagraria), свеклой (Beta vulgaris) или лебедой; гусеницы лугового мотылька питались листьями лебеды (Chenopodium album); гусеницы кукурузного мотылька кукурузой (Zea mays): в первой стадии листьями, а начиная со второй стадии — молодыми початками. Изучение влияния тепла на развитие производилось в политермостатах, куда помещались сосуды с насекомыми. Исследование влияния влажности на развитие куколок производилось по методу Buxton and Mellanby (1934); при работе с ее влиянием на жизнь бабочек последние помещались в широких стаканах, затянутых редкой марлей, в эксикаторы с определенным режимом влажности; питание производилось из тонких стеклянных пробирочек (диаметром в 4—5 мм), испарение из которых было медленно и не нарушало режима влажности; этот же метод кормления был использован и для работы с влиянием пищи на плодовитость. Изучение влияния влажности на развитие гусениц было произведено путем индивидуального воспитания насекомых в стаканах над кристаллической солью, дающей определенную влажность воздуха (хлористый натрий, углекислый калий и хлористый кальций), завернутой в тонкую ткань и фильтровальную бумагу; корм и насекомое помещались на сверток соли; корм менялся два-три раза в сутки в зависимости от условий влажности. За исключением испытуемой стадии развития, на которой изучалось действие того или иного фактора, фазы развития до и после нее развивались в оптимальных для них условиях.

Плодовитость самок изучалась для каждой особи особо; ежедневно подсчитывалось количество откладываемых яиц (неразвивающиеся яйца попутно отмечались); после гибели самки вскрывались под бинокуляром и определялось число зрелых неотложенных яиц. Величины половой продукции приводятся двоякие, максимум и среднее, из расчета на одну самку, для числа отложенных яиц и тоже для общего числа сформировавшихся зрелых яиц, суммируя и не отложенные[1]. Средние вычислены для всего числа самок, включая и тех, которые в данных условиях были бесплодными. Бесплодные самки делились на две категории; в первую относились особи, которые хотя и имели гонаду с развитыми яйцами, но которые в данных условиях яиц не отложили, и во вторую группу относились особи, имевшие недоразвитую гонаду (не содержавшую яиц), т. е. вполне бесплодные.

У всех самок велся учет периода от выхода из куколки до начала яйцекладки (периода созревания), длительности жизни, веса куколок сразу после окукления и веса самок сразу после вылета из куколок (после выделения мекония). Определения веса производилось с помощью аналитических весов.

Изучение усвоения сахара самками велось методом определения его в экскрементах по Хагедорну и Иенсену и определением дыхательных коэфициентов по Крогу и Винтерштейну: количество жира определялось по Сокслету помощью микроприборчиков.

2. ЗАВИСИМОСТЬ ПЛОДОВИТОСТИ ОТ ВЛИЯНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ПРИ РОСТЕ, В ПЕРИОД МЕТАМОРФОЗА И В ИМАГИНАЛЬНОЙ ФАЗЕ

Роль факторов, влияющих на плодовитость, оценена в отношении трех: тепла, влажности и питания.

---

[1] В моих работах по плодовитости мельничной огневки и озимой совки (1936) эти исчисления сделаны для каждой группы самок (откладывавших яйца и имевших зрелые в гонаде) особо.

а) Значение условий роста

Значение питающих растений в плодовитости с достаточной полнотой изучено для озимой совки; приводимые в табл. 1 цифры получены для всех питающих растений при развитии всех фаз озимой совки при 22—24° и при влажности, в первых четырех стадиях гусениц 100—90%, а в двух последних 80—85%; яйца куколки и бабочки развивались при влажности 80—85%.

Таблица 1. Число яиц отложенных самками Agrostis segetum, вышедшими из гусениц, кормившихся различным кормом

№ п/п	Название растения	№	Количество яиц: отложенных, максимум	Количество яиц: отложенных, среднее	Количество яиц: общее, максимум	Количество яиц: общее, среднее	Длительность периода созревания: средняя	Длительность периода созревания: пределы	Длительность жизни: средняя	Длительность жизни: пределы	Бесплодие самок в %: несозревших	Бесплодие самок в %: бесплодных
1	Chenopod. album	8	1540	921	1620	985	7	2—9	17	11—22	0	0
2	Sinapis alba . .	12	1307	683	1307	836	8,1	2—12	20,5	10—41	8	0
3	Cirsium arvense .	7	1075	483	1100	547	—	—	18,7	14—22	20	0
4	Ranunculus acer .	14	1216	432	1241	496	7,5	3—13	20,4	2—50	16	9
5	Artemisia vulgaris	10	1140	465	1140	520	11,1	7—18	16,2	9—22	20	0
6	Solan. tuberosum	9	541	242	815	662	—	—	17,0	6—28	22	0
7	Pirus malus . . .	2	471	328	471	338	—	—	28,5	—	—	—
8	Brassica oleracea	9	774	248	774	401	7	5—14	10,1	6—20	14	14
9	Nicot. tabaccum .	6	476	226	655	404	5,8	3—10	11,0	2—17	33	17
10	Vicia sativa . . .	14	563	197	675	277	10.9	4—18	17,0	1—35	23	23
11	Secale cereale .	8	807	180	807	288	8,6	4—14	13,0	6-33	38	12
12	Matric. suaveolans	9	539	170	731	392	9,2	5—17	18,0	10—27	11	11
13	Zea mays. . . .	7	292	81	344	188	8,2	4—15	16,3	6—33	33	0

На каждом растении воспитывалось как минимум 50 гусениц, а на некоторых (вика, лютик, горчица)—по 100; так как часть куколок давала самцов, а смертность в некоторых группах в период развития была значительной, это приводило к числу самок, указанному в графе N. Группы исследованных особей расположены в порядке убывания плодовитости; следует отметить, что при влиянии качества пищи у озимой совки наблюдается параллельное (в общем) уменьшение как откладываемых яиц, так и общего их числа; приведенные цифры показывают тесную зависимость плодовитости от качества пищи. Я не привожу цифр по смертности при развитии, они дают параллельный ряд.

Длительность периода созревания и продолжительность имагинальной жизни не дают правильного распределения величин в зависимости от качества пищи.

Возможно, что снижение плодовитости стоит в связи с большей чувствительностью репродуктивных органов к условиям личиночного питания, но вероятно также влияние алкалоидов (никотина, пиретрума и др.). Тем не менее нужно указать, что при питании рожью, капустой и табаком крайне снижена как плодовитость, так и длительность жизни. Эти растения характеризуются высокой смертностью при росте, причем на табаке рост возможен лишь при использовании молодых растеньиц, на старых растениях (имеющих хотя бы 6—7 листьев) озимая совка в младших стадиях вымирает нацело).

Цифры для числа несозревших и бесплодных особей дают близкое распределение тому, что и величины для плодовитости; бесплодие нарастает с ухудшением качества пищи.

Влияние тепла и влажности при развитии гусениц и пронимф на плодовитость было изучено с достаточной полнотой на самках луго-

вого мотылька и озимой совки. Куколки и имаго находились в условиях оптимума; у озимой совки они были в тех же условиях, что и в предыдущей серии экспериментов; у лугового мотылька они развивались при 25° и влажности 80—90% в светлом термостате, где осуществлялась смена дня и ночи; бабочки питались 6—8% раствором сахарозы.

Данные по озимой совке приведены в табл. 2.

Таблица 2. Число яиц[1] самок озимой совки, воспитанных в гусеничной фазе в разных условиях тепла и влажности воздуха

Температура	100%		Влажность	80%			65%			45%		
	Число отложенных яиц		Общая половая продукция	Число отложенных яиц		Общая половая продукция	Число отложенных яиц		Общая половая продукция	Число отложенных яиц		Общая половая продукция
	среднее	максимум		среднее	максимум		среднее	максимум		среднее	максимум	
32,5°	400	620	586	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30,0°	455	900	612	524	1020	801	—	—	—	—	—	—
25,0°	387	678	460	711	1315	1153	653	1045	701	—	—	—
20,0°	286	825	330	734	1290	852	648	1015	757	687	870	896
15,0°	275	800	390	745	1140	900	383	600	576	—	—	—
9,0°	163	—	253	—	—	—	—	—	—	—	—	—

В каждой группе на воспитание было взято по 100 гусениц, которые дали разное число самок; в оптимуме, как максимум, было 30 самок, в других сериях число их было 10—15, а при температуре 9° была получена всего одна особь.

Наибольшая плодовитость получена при 80—65% влажности воздуха и при средних температурах 20—25° (максимум выше 1 000 яиц). При повышении влажности до 100% близкие величины наблюдались для особей, развивавшихся при температуре 30°, но максимум в этом случае был ниже тысячи яиц. Низкая влажность характеризуется крайним снижением плодовитости, и при развитии в условиях повышенной и пониженной температуры большинство особей погибает, и самок в этих условиях вообще не было получено.

Изучение появления бесплодных особей в зависимости от условий при развитии гусениц в общем подтверждает то, что найдено в отношении плодовитости. Число бесплодных особей было выше в тех сериях, которые характеризовались пониженной плодовитостью; в табл. 3. привожу соответствующие цифры.

Так, при влажности 100% наименьший процент несозревших особей наблюдался при температуре 25—30°, т. е. в тех условиях, где плодовитость была наибольшей.

Зависимость плодовитости самок лугового мотылька от условий при развитии гусениц я привожу в табл. 4.

У этого вида бóльшее влияние на плодовитость оказывает влажность: влияние температуры заметно лишь в условиях пониженной влажности, когда максимальное количество яиц наблюдается у самок, рост которых прошел в условиях температуры 32—28°; с понижением влажности оптимальная температура смещается в сторону

[1] Общая половая продукция дана средняя, вместе для количеств отложенных яиц и оставшихся неотложенными зрелых.

Таблица 3. Процент бесплодных самок озимой совки, развивавшихся в гусеничной фазе в разных условиях тепла и влажности воздуха

Температура	100%		Влажность воздуха 80%		65%		45%	
	несозревших	% бесплодных	% несозревших	бесплодных	несозревших	% бесплодных	% несозревших	бесплодных
32,5°	33	0	—	—	—	—	—	—
30,0°	20	0	38	0	—	—	—	—
25,0°	22	0	56	14	20	0	—	—
20,0°	33	11	17	3	13	7	40	0
15,0°	50	20	35	6	60	20	—	—

более низкой (32° при 90% влажности воздуха, 30° при 65% и 28° при 45%). Понижение влажности в период роста гусениц лугового мотылька оказывает резко депрессивное влияние на плодовитость.

В связи с изложенными фактами по зависимости плодовитости от условий содержания при росте существенно привести цифры по весу куколок бесплодных самок (имевших недоразвитую гонаду) у плодовитых; эти цифры я привожу для лугового мотылька, для 205 куколок; полученных из гусениц, рост которых происходил в разных условиях тепла и влажности для двух других видов они в общем совершенно аналогичны.

Таблица 4. Плодовитость самок лугового мотылька в зависимости от условий тепла и влажности при развитии гусениц

Температура	100%			Влажность воздуха 90%			60%			45%		
	Количество яиц			Количество яиц			Количество яиц			Количество яиц		
	отложенных		общее	отложенных		общее	отложенных		общее	отложенных		общее
	среднее	максимум	среднее	среднее	максимум	среднее	среднее	максимум	среднее	среднее	максимум	среднее
34,5°	0	0	0	73	154	73	—	—	—	—	—	—
32,5°	354	450	365	210	353	252	13	—	18	—	—	—
30,0°	—	—	—	—	—	—	129	201	140	136	296	150
28,0°	284	394	299	216	315	238	80	158	83	157	184	181
25,0°	314	641	348	160	190	170	98	120	114	57	27	84
20,0°	467	627	472	120	199	125	74	116	84	74	118	80
15,0°	—	—	—	92	—	—	—	—	—	—	—	—

Таким образом, зависимость между весом куколок и плодовитостью самок лугового мотылька имеет место лишь тогда, когда разница веса куколок достигается путем частичного голодания гусениц (Синицкий и Шекера, 1933; Скобло, 1935), и отсутствует, когда развитие особей идет при обильном питании, а разница веса полу-

Таблица 5. Вес куколок самок лугового мотылька—бесплодных и плодовитых (в мг)

Температура	85% влажности		45% влажности	
	Вес куколок самок		Вес куколок самок	
	плодовитых	бесплодных	плодовитых	бесплодных
34,2°	23,4 (17—27)	24,1 (20—27)	—	—
32,1°	28,7 (20—39)	28,6 (22—40)	—	—
28,0°	32,1 (26—39)	33,4	25,4	23,8 (20—32)
25,0°	19,8 (14—23)	27,0	22,3 (14—27)	23,1 (20—25)
21.0°	28,0 (24—30)	25,0 (24—30)	23,1 (16—29)	21,6
19,0°	29,6 (19-30)	23,8 (20—29)	25,6	30,0

чается в связи с влиянием тепла и влажности или в связи с влиянием комплекса условий (Успенская, 1936)[1].

Эти результаты по изучению веса куколок надо сопоставить с приведенным ранее фактом для озимой совки по влиянию качества пищевого растения. Еще раз может быть отмечено, что репродуктивная система исследованных видов является очень чувствительным индикатором, отражающим такие изменения организма, которые могут и не сказываться на весе особей или на длительности их жизни.

Таблица 6. Зависимость длительности жизни самок лугового мотылька от условий тепла и влажности при развитии гусениц

Температура	Влажность в %			
	100	90	60	45
	Длительность жизни в сутках	Длительность жизни в сутках	Длительность жизни в сутках	Длительность жизни в сутках
32,5°	13 (25)	20,9 (36)	11,5 (14)	—
30,0°	17 (20)	—	10,5 (12)	—
28,0°	16 (33)	16,1 (24)	10,1 (13)	16 (22)
25,0°	13 (21)	15,3 (20)	11,2 (14)	12 (27)
20,0°	10 (17)	19,6 (29)	12,3 (14)	12 (26)
15,0°	8 (—)	16 (—)	—	—

[1] Отсутствие связи веса куколок с плодовитостью самок при развитии гусениц в разных условиях тепла и влажности легко понять хотя бы при следующем сопоставлении,— содержание воды в куколках лугового мотылька меняется в зависимости от условий при окуклении следующим образом:

Влажность при окуклении	% воды в куколках
100%	70,5 (70—72)
80%	65,8 (67,8—65,4)
20%	65,3 (68,6—57,1),

т. е. при весе куколок в 40—45 мг вес их может варьировать только в зависимости от содержания воды в пределах 6—10 мг. Большую связь веса куколок с плодовитостью возможно ожидать у видов, не питающихся в половозрелой фазе, но и в этом случае (например, непарный шелкопряд) трансгрессия различных классов плодовитости и веса куколок велика.

В табл. 6 я привожу среднюю и максимальную длительность жизни самок лугового мотылька, рост которых прошел в разных условиях тепла и влажности.

Из приведенных цифр видно, что длительность жизни самок короче в тех случаях, когда развитие гусениц проходит при пониженной влажности воздуха.

Длительность периода созревания самок не дает связи с условиями роста, колеблясь в пределах 3—14 суток.

В заключение к изложенному материалу по этому разделу я привожу серию рисунков, иллюстрирующих зависимость длительности жизни и плодовитости озимой совки от условий тепла при развитии.

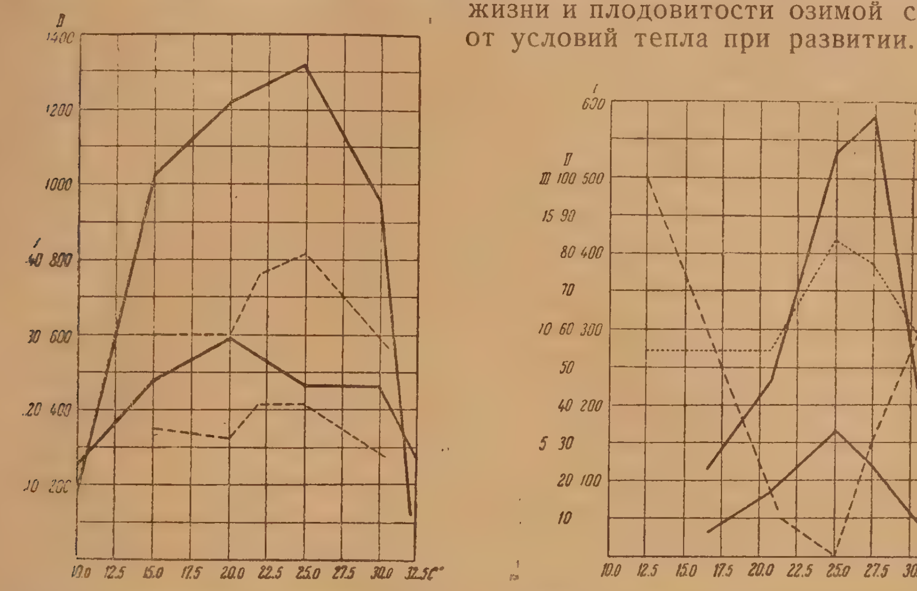


Рис. 1. Зависимость плодовитости и длительности жизни самок озимой совки от термических условий при развитии гусениц: I (пунктирная линия) — длительность жизни в сутках, II (сплошная линия) яйцекладка; верхние кривые для максимумов, нижние—для средних

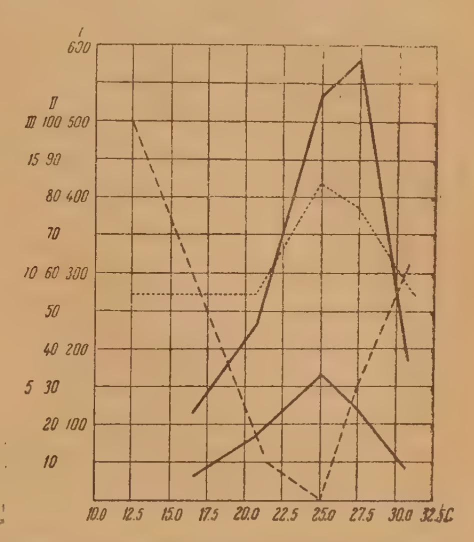


Рис. 2. Зависимость плодовитости и длительности жизни самок кукурузного мотылька от термических условий при развитии куколок: I (сплошная кривая) — яйцекладка (максимум и средняя), II (штриховая кривая) - процент бесплодных особей и III (пунктирная кривая) — длительность жизни самок

б) Значение условий при метаморфозе

Данные по влиянию тепла и влажности при развитии куколок особенно полны; они имеются для всех трех видов и, кроме того, менее полные для совки-гаммы (Phytometra gamma), хлопковой совки (Heliothis obsoleta) и мельничной огневки (Ephestia kühniella); в связи с тем, что эти вопросы мной уже частично затрагивались в предыдущих работах, а также в связи с наличием материала по мельничной огневке, озимой совке, совке-гамме и хлопковой совке в специальных работах, я изложу наиболее полный материал по кукурузному мотыльку и приведу некоторые факты для лугового мотылька.

Изучение влияния тепла и влажности при развитии куколок на плодовитость самок кукурузного мотылька производилось на особях, собранных в природе (Северный Кавказ) в стадии диапаузирующих гусениц и доведенных в лаборатории до окукления; куколки помещались в подопытные условия. Вылетевшие самки содержались все в одних условиях при температуре 25° и влажности 100% и питались раствором глюкозы 5%.

Влияние теплового режима при развитии куколок на плодовитость кукурузного мотылька оказалось очень значительным и бо́льшим, чем влияние этого фактора на плодовитость озимой совки, лугового мотылька и мельничной огневки. Материал, полученный в этой серии экспериментов, я привожу в табл. 7 и на рис. 2.

Таблица 7. Температура при развитии куколок кукурузного мотылька и плодовитость самок

Температура	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность периода созревания	Длительность жизни самок (в сутках)	Бесплодие самок в %: несозревших	бесплодных
31,0°	27	40	160	130	272	8,0 (7—9)	9,2 (2—17)	61,7	8,0
27,4°	30	120	579	187	579	8,6 (6—11)	10,0 (6—21)	30,0	8,0
25,3°	30	168	534	241	534	4,0 (2—8)	14,1 (6—25)	0,0	0,0
20,8°	30	89	235	175	408	7,3 (2—11)	8.8 (2—21)	11,0	0,0
16,5°	30	44	117	96	156	4,0 (3—5)	8,8 (4—17)	66,6	33,0
12,5°	23	—	—	—	—	—	9,0 —	100,0	100,0

Как видно из табл. 7, сильно снижается как количество откладываемых яиц, так и общее их число. Параллельно со снижением плодовитости возрастает число обоих типов стерильных самок. Длительность жизни самок оказывается наибольшей при развитии куколок в области термического оптимума.

Влияние влажности при развитии куколок на плодовитость самок кукурузного мотылька сказывается менее резко, хотя максимальная плодовитость самок, равно как и наибольшая длительность их жизни, наблюдались в условиях оптимума влажности при 100—75% влажности воздуха. При развитии в условиях пониженной влажности число бесплодных самок возрастает, но лишь в отношении несозревших, тогда как совершенно бесплодных особей даже при развитии в условиях крайне пониженной влажности не было обнаружено;

Таблица 8. Влияние влажности воздуха при развитии куколок на плодовитость и длительность жизни самок кукурузного мотылька

Влажность в %	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность периода созревания (в сутках)	Длительность жизни самок (в сутках)	Бесплодие самок в %: несозревших	бесплодных
100	30	168	534	241	534	4,0 (2—8)	14,1 (6—25)	0,0	0,0
75	56	235	607	267	607	7,5 (3—14)	15,3 (11—20)	6,0	0,0
50	59	127	573	150	573	6,3 (3—10)	11,0 (1—19)	24,0	0,0
25	44	125	352	168	372	6,2 (3—10)	12,5 (5—20)	31,5	0,0

необходимо отметить, что эти данные относятся к условиям термического оптимума и возможно, что при повышенной температуре влияние пониженной влажности будет бо́льшим. Табл. 8 иллюстрирует полученные результаты.

Период созревания и в этом случае не дает определенной зависимости.

Зависимость плодовитости самок лугового мотылька от условий влажности при развитии куколок сходна с тем, что показано для кукурузного мотылька. Куколки лугового мотылька были выведены в лаборатории; гусеницы воспитывались при температуре 25—28° и при влажности воздуха 100—90%; сразу после окукления особи размещались в эксперименты; по выходе из куколок самки переводились в температуру 25° и влажность воздуха 85—90%, где жили все остальное время при питании растворами сахарозы 6—8%. Результат этой серии экспериментов виден из цифр в табл. 9.

Таблица 9. Влияние влажности воздуха при развитии куколок лугового мотылька на плодовитость и длительность жизни самок

Влажность в %	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	Длительность созревания (в сутках)	Длительность жизни (в сутках)	Количество несозревших самок в %
При температуре 28 - 30°							
75	25	299	446	306	6,5 (4—11)	17,9 (33—1)	15,4
50	15	151	267	—	5,3 (3—11)	16,0 (28—10)	30,8
25	24	155	198	173	6,2 (4—8)	10,7 (18—6)	36,8
При температуре 22—19°							
75	19	140	501	177	8,1 (5—17)	— —	11,1
50	17	58	109	—	8,7 (6—14)	13,5 (8—20)	33,3
25	23	92	216	145	7,5 (3—19)	9,9 (6—14)	42,7

Как в условиях термического оптимума развития куколок (28—30°), так и при пониженной температуре (19—22°) развитие куколок при влажности 75% приводит к наибольшей плодовитости самок; в этих же условиях развивается и наименьшее число бесплодных самок, причем полного бесплодия констатировано не было, имелись лишь несозревшие самки; длительность периода созревания была несколько бо́льшая у особей, развивавшихся при пониженной температуре, тогда как условия влажности при развитии куколок не повлияли определенным образом на длительность периода созревания.

Вес куколок в этом случае не стоит в связи с плодовитостью или бесплодием развивающихся из них самок, причем и при одних условиях развития куколок вес не связывается с появлением бесплодных или плодовитых самок (табл. 10).

в) Условия имагинальной жизни и плодовитость

Материал по влиянию тепла, влажности воздуха и питания в период имагинальной жизни на плодовитость значительно более полон для озимой совки и кукурузного мотылька, чем для лугового

Таблица 10. Плодовитость самок лугового мотылька и вес куколок

Температура	Влажность 75% Вес куколок		Влажность 25% Вес куколок	
	плодовитых	бесплодных	плодовитых	бесплодных
15—20°	40,9 (43—38)	41,9 (52—33)	35,0 (50—23)	37,2 (49—30)
25°	44,4 (50—41)	38,2 (45—31)	25,9 (33—21)	24,6 (28—22)
28—30°	44,1 (42—33)	38,2 (56—24)	39,1 (55—32)	36,4 (52—30)
31—33°	39,1 (49—30)	38,5 (51—29)	26,2 (35—18)	36,2 (37—35)

мотылька. В экспериментах с имагинальной фазой развитие всех преимагинальных фаз шло в оптимальных условиях.

Таблица 11 и рис. 3 иллюстрируют влияние тепла в период имагинальной жизни на плодовитость озимой совки.

Таблица 11. Влияние тепла в период имагинальной жизни на плодовитость и длительность жизни самок озимой совки

Температура	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных		общее		Длительность периода созревания		Длительность жизни		% несозревших самок
		среднее	максимум	среднее	максимум	среднее	пределы	среднее	пределы	
32,0°	4	—	—	—	—	—	—	10(?)	—	100
28,0°	10	247	708	312	789	5,7	3—13	10,0	1—18	20
23,0°	25	286	722	352	787	5,5	4—9	15,7	2—27	4
20,0°	10	314	744	541	1074	5,5	4—9	—	—	0
17,0°	10	310	768	558	968	10,8	5—24	17,0	9—30	0
12,5°	12	264	1202	390	1263	16,2	6—46	24,0	13—53	34
7,0°	5	42	201	297	538	17,5	11—24	26,0	14—34	60

Бесплодных самок в связи с влиянием тепла при жизни имаго не наблюдалось. Максимальная яйцекладка наблюдалась при 23—20°; длительность периода созревания резко затягивается при температуре ниже 20°; в этих же условиях наблюдается значительное увеличение длительности жизни. Процент несозревших самок правильно возрастает вверх и вниз от области термического оптимума.

Заслуживает упоминания факт, что при температурах выше 20° начинает нарастать число неразвивающихся яиц; при 7—20° процент их не превышает 1; при 28° на общее число отложенных яиц около 3000 их было 80%; при промежуточных температурах 20—28° число неразвивающихся яиц было не выше 4—10%. Причина наличия неразвивающихся яиц неясна. Следует, однако, отметить, что при 28—32°, несмотря на спаривание, поза готовности к спариванию у самок часто наблюдалась вскоре после спаривания; руководствуясь исследованиями Norris (1933), можно предполагать, что здесь дело в не-

проникновении спермиев в семяприемник, так как наличие позы готовности к спариванию у чешуекрылых стоит в связи с отсутствием спермиев в семяприемнике.

Влияние тепла в имагинальной фазе на плодовитость кукурузного мотылька сходно с тем, что дано для озимой совки; полученный материал приведен в табл. 12 и на рис. 4.

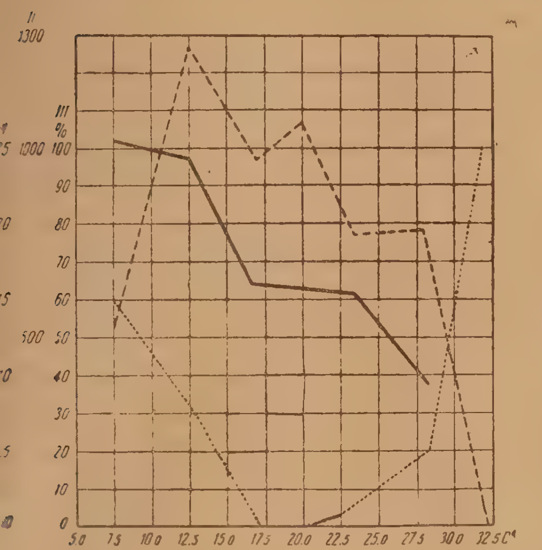


Рис. 3. Влияние тепла на плодовитость и длительность жизни самок озимой совки в период имагинальной жизни. I (сплошная кривая) — длительность жизни в сутках; II (штриховая кривая) — яйцекладка по максимумам и III (пунктирная кривая) — процент бесплодных самок

Рис. 4. Влияние тепла на плодовитость и длительность жизни самок кукурузного мотылька при влиянии в период имагинальной жизни. I (сплошная кривая) — длительность жизни в сутках; II (штриховая кривая) — яйцекладка по максимумам и III (пунктирная кривая) — процент бесплодных самок

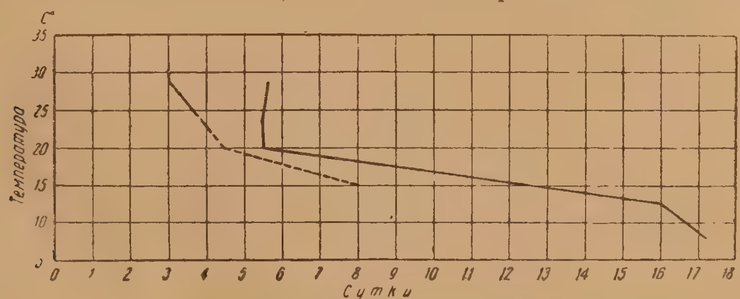


Рис. 5. Зависимость периода созревания самок озимой совки (сплошная кривая) и кукурузного мотылька (штриховая кривая) от термических условий при жизни имаго

Как видно, самки кукурузного мотылька в отношении плодовитости более термофильны, чем самки озимой совки; нижний термический предел для яйцекладки и созревания лежит у озимой совки ниже 7°, тогда как у кукурузного мотылька он выше 7°; напротив, верхний предел у кукурузного мотылька выше, чем у озимой совки, и при 32° еще наблюдается яйцекладка. Влияние тепла на плодовитость кукурузного мотылька сказывается, однако, сильнее; прежде всего в этом случае наблюдается полное бесплодие самок под воздействием как низкой, так и высокой температуры; область оптимума очень узка, и число несозревающих самок резко растет при условии их жизни при высокой и низкой температуре. Необходимо также

отметить, что во всех термических условиях откладываемые самками кукурузного мотылька яйца давали нормальный выход гусениц.

Зависимость длительности жизни от температуры у обоих видов своеобразна; хотя и наблюдается в общем увеличение длительности жизни с понижением температуры, тем не менее в области термического оптимума на известном интервале (рис. 3 и 4) длительность жизни самок не меняется; этот интервал лежит при 15—25° для кукурузного мотылька и при 16—23° для озимой совки. Длительность периода созревания для обоих видов дает несколько более правильную зависимость от термического режима (рис. 5), но схожую с тем, что установлено для длительности жизни, и далекую от того, что дают кривые развития; выше 20° влияние тепла на длительность периода созревания практически отсутствует. Этот своеобразный ход кривых, может быть, свидетельствует о больших различиях процессов, протекающих в обоих случаях.

Темп яйцекладки в условиях разной температуры различен; в условиях оптимума яйцекладка протекает дружно, без перерывов, тогда как при пониженной и при повышенной температуре наблюдаются бо́льшие или меньшие перерывы (табл. 13).

Необходимо остановиться на влиянии колебаний температуры на яйцекладку; пребывание самок озимой совки при температуре 32° в течение 6 часов и 18 часов при температуре 20° снижает плодовитость по сравнению с тем, что дают средние условия, т. е. 23°.

Таблица 12. Влияние тепла в период имагинальной фазы на плодовитость и длительность жизни самок кукурузного мотылька

Температура	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность периода созревания: средняя	пределы	Длительность жизни самок: средняя	пределы	Бесплодие самок в %: несозревших	бесплодных
32,3°	10	4	—	57	162	3,0	3—3	5,2	8—3	90	33
29,2°	10	74	368	114	368	3,0	2—4	6,8	12—4	60	10
25,1°	10	184	381	209	381	3,7	2—7	14,3	19—9	0	0
20,1°	10	107	230	150	246	4,4	2—9	14,6	24—3	30	0
15,0°	10	46	187	86	187	8,0	4—13	16,8	34—3	50	10
10,0°	10	38	115	75	130	7,4	6—9	37,1	44—22	57	14
7,0°	10	—	—	8	48	—	—	42,6	44—41	100	83

Таблица 13. Число яиц, отложенных самками озимой совки в разных температурах по суткам

Температура	Сутки яйцекладки: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
12,5°	—	—	—	—	—	101	2	55	432	97	88	—	32	195	106	18
12,5°	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20,0°	—	—	—	—	—	—	—	—	519	166	95	—	—	—	—	—
20,0°	—	—	—	—	93	87	137	94	134	195	36	—	—	—	—	—
28,0°	—	—	—	33	300	—	67	—	—	165	—	143				
28,0°	—	—	—	—	—	109	157	106	—	—	4	148				

Сутки яйцекладки: 17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	Сумма
139	55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1320
—	6	117	10	139	61	16	5	61	54	—	40	—	—	—	50	559
																780
																776
																708
																524

Длительность жизни самок укорачивается до 10 суток в среднем (колеблется от 4 до 18 суток), число стерильных самок повышается до 57%, а яйцекладка снижается до 139 яиц в среднем на одну самку.

Влажность воздуха на плодовитость озимой совки и кукурузного мотылька влияет очень различно; высокая влажность приводит лишь к некоторому ограничению плодовитости самок озимой совки, тогда как самки кукурузного мотылька очень гигрофильны; для озимой совки материал приводится в табл. 14.

Таблица 14. Влияние влажности воздуха в период имагинальной жизни на плодовитость и продолжительность жизни самок озимой совки

Влажность в %		Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность периода созревания: средняя	пределы	Длительность жизни: средняя	пределы	Бесплодие самок в %: несозревших	бесплодных
100	10	84	430	175	531	6,0	2—8	9,8	3—14	33	0
80	10	314	774	541	1074	5,5	4-9	15,7	9—30	20	0
50	10	183	877	204	877	12,5	7—16	15,5	4-22	—	—
25	10	217	711	277	711	11,0	3—25	18,0	3—25	20	10

Приведенные цифры показывают, что оптимум влажности для этого вида лежит при 80% влажности воздуха: в этих условиях бесплодные особи отсутствуют вообще, наблюдается кратчайший период созревания самок и наибольшая их плодовитость. Резко отрицательное влияние на плодовитость и длительность жизни вызывает высокая влажность; здесь снижается не только яйцекладка, но и общее число яиц. Крайне пониженная влажность воздуха приводит лишь к значительному увеличению периода созревания (почти вдвое), тогда как снижение плодовитости незначительно.

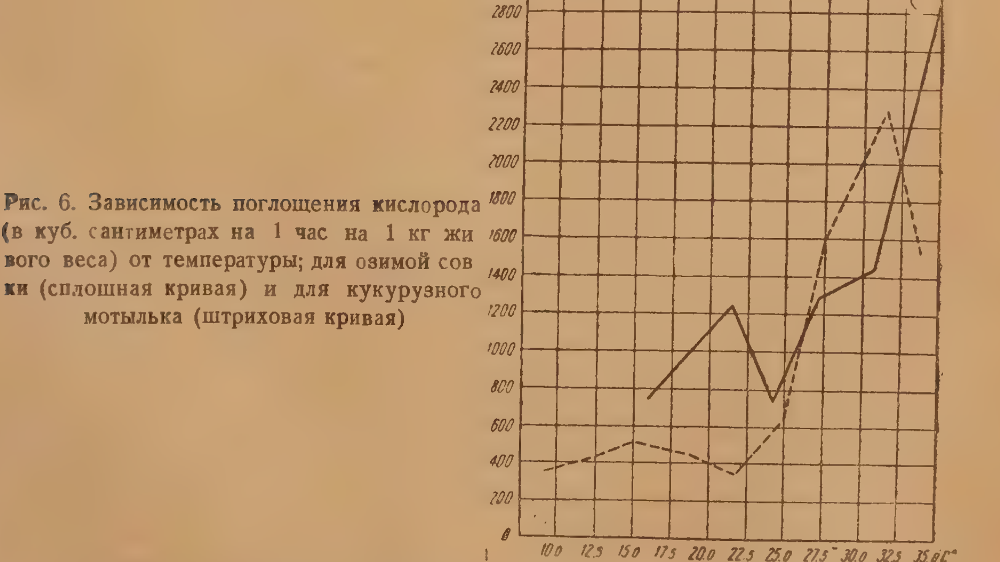


Рис. 6. Зависимость поглощения кислорода (в куб. сантиметрах на 1 час на 1 кг живого веса) от температуры; для озимой совки (сплошная кривая) и для кукурузного мотылька (штриховая кривая)

Влияние влажности воздуха на плодовитость самок кукурузного мотылька иллюстрирует табл. 15; оптимум влажности лежит при 100% влажности воздуха; в этих условиях длительность жизни самок не максимальна, но значительна, плодовитость максимальна при крат-

чайшем сроке созревания и полном отсутствии бесплодия. С понижением влажности воздуха длительность жизни сначала увеличивается, но затем сильно сокращается; период созревания также сильно увеличивается (почти втрое), причем появляются в значительном числе совершенно бесплодные особи; число несозревших особей доходит уже при влажности 90% до 50%, а при дальнейшем понижении не созревают все особи. Общая половая продукция также резко сокращается с возрастанием сухости воздуха.

Таблица 15. Влияние влажности в период имагинальной жизни кукурузного мотылька на плодовитость и длительность жизни

Влажность %	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность периода созревания: средняя	пределы	Длительность жизни: средняя	пределы	Бесплодие самок в %: несозревших	бесплодных
100	10	184	381	209	391	3,7	2—7	14,3	9—19	0	0
90	10	64	181	104	181	5,2	4—8	18,0	5—29	50	0
80	10	42	134	77	145	10,0	5—13	19,0	7—30	45	22
70	10	0	0	66	90	—	—	11,0	5—15	100	13
50	10	0	0	31	50	—	—	8,5	4—18	100	17

Влияние питания имаго на плодовитость исследованных видов различно; самки озимой совки нуждаются в значительном углеводном питании. В качестве пищевых режимов для самок озимой совки были взяты следующие: глюкоза 5, 20 и 40%, сахароза 40%, вода и полный голод. Особенно резко сказываются недостаток питания и отсутствие воды; самки при этих условиях живут короткий срок, многие из них характеризуются полным бесплодием, а остальные или не откладывают яиц, или кладут их очень мало; важно, однако, что кладка яиц возможна при полном голодании и при отсутствии воды. Питание одной водой хотя приводит к еще большему сокращению длительности жизни, но число откладываемых и продуцируемых яиц возрастает, а процент бесплодных особей падает до нуля, хотя известный процент самок все же не созревает. Питание жидким раствором глюкозы—5%—не ведет к увеличению плодовитости, напротив, число как откладываемых, так и продуцируемых яиц падает, тогда как процент несозревших самок возрастает; питание растворами глюкозы более высокой концентрации—10, 20 и 40%—ведет к увеличению длительности жизни и повышению плодовитости; это же касается и высокой концентрации сахарозы. Материал, иллюстрирующий изложенное, приведен в табл. 16.

Таблица 16. Питание имаго озимой совки и ее плодовитость и длительность жизни

Режим питания	N	Количество яиц на 1 самку: отложенных, среднее	отложенных, максимум	общее, среднее	общее, максимум	Длительность созревания: средняя	пределы	Длительность жизни: средняя	пределы	% бесплодных
Голод	10	66	441	110	441	7,0	4—12	11,0	6—20	30
Вода	10	158	428	284	527	5,4	1—11	7,6	3—15	0
Глюкоза 5% . . .	10	43	164	132	244	5,1	3—10	8,8	4—18	0
Глюкоза 20% . . .	10	314	774	541	1074	5,5	4—9	15,7	2—25	0
Глюкоза 40% . .	10	376	1053	476	1103	11,1	8—22	17,0	8—32	0
Сахароза 40% . .	10	220	970	440	1044	7,6	3—12	16,0	5—18	0

Высшие величины для плодовитости (свыше тысячи яиц при максимуме) были получены для высоких концентраций сахара; при этих условиях питания наблюдается некоторое удлинение периода созревания, но оно не стойко, для сахарозы несколько меньшее, чем для глюкозы. Что касается питания глюкозой 5%, то неясны причины такого поразительного снижения плодовитости.

Питание имаго кукурузного мотылька влияет на плодовитость меньше, но и здесь добавка сахара сказывается на повышении плодовитости (табл. 17).

Таблица 17. Питание имаго кукурузного мотылька и его плодовитость и длительность жизни

Режимы питания	N	Количество яиц на 1 самку				Длительность периода созревания		Длительность жизни самок		Бесплодие самок в %	
		отложенных		общее							
		среднее	максимум	среднее	максимум	средняя	пределы	средняя	пределы	несозревших	бесплодных
Голод	10	59	140	102	140	5,0	2—11	10,9	7—20	30	0
Вода	10	132	463	157	463	6,0	3—11	9,4	4—14	20	0
Глюкоза 5%	10	184	381	209	381	3,7	2—7	14,4	9—19	0	0
Глюкоза 15%	10	125	261	155	269	7,5	3—11	18,5	13—24	10	0
Глюкоза 40%	10	156	478	191	478	11,6	3—22	25,8	13—33	10	0

Питание глюкозой 5% ведет к возрастанию плодовитости, которая остается на этом уровне и при питании более высокой концентрацией сахара, но питание высокими концентрациями сахара приводит к увеличению периода созревания и к значительному увеличению длительности жизни самок.

В связи с приведенными материалами необходимо упомянуть еще о следующих фактах: яйца, откладываемые озимой совкой при условии полного или частичного голодания (при слабых концентрациях), хотя и начинают развиваться, но эмбрионы погибают незадолго до выхода (будучи уже покрытыми хитиновой кутикулой); гибель эмбрионов наблюдается у всех яиц, откладываемых при полном голодании, и у известной части (до 50%) при питании растворами глюкозы порядка 5%; при достаточном и изобильном питании этого не наблюдается. У кукурузного мотылька, а также у лугового при всех режимах питания самок развитие эмбрионов доходит до конца и кончается выходом гусениц. У лугового мотылька как будто имеется бо́льшая слабость выходящих гусениц при плохом питании имаго.

В заключение к изложению экспериментального материала по этому разделу я привожу сопоставление веса (размеров) самок озимой совки и кукурузного мотылька сразу после выхода из куколок с их плодовитостью при жизни на разных диэтах (табл. 18).

Таблица 18. Плодовитость самок озимой совки и кукурузного мотылька и вес самок

Режим питания	Вес самок		
	плодовитых	несозревших	бесплодных
1. Озимая совка			
Голод	[illegible]	[illegible]	[illegible] (357—172)
Вода	367,4 (417—256)	370,0 (385—315)	—
Глюкоза 5%	339,0 (474—210)	344,0 (441—274)	—
Глюкоза 20%	[illegible]	[illegible]	—
Глюкоза 40%	322,0 (400—357)	332,0 (356—320)	—
Сахароза 40%	[illegible]	[illegible]	—
2. Кукурузный мотылек			
Голод	39,6 (35,4—49,0)	40,0 (35,2—45,8)	
Вода	32,5 (14—48)		
Глюкоза 15%	23,5 (16,6—45,0)		

Приведенные цифры показывают, что при самых различных диэтах нет определенной тенденции к более высокой плодовитости тяжелых самок и бесплодию легковесных; это можно отметить лишь для голодного режима самок озимой совки, тогда как самки кукурузного мотылька и в этих условиях не дают связи плодовитости с весом. Тяжелые самки могут быть и плодовитыми, и бесплодными, и даже странным образом при питании сахаром и водой в общем несколько более тяжелые самки не откладывали яиц, тогда как более легкие были плодовитыми.

3. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенные выше факты показывают, как сильно зависит плодовитость чешуекрылых от внешних условий и как сложна эта зависимость. Совершенно несомненно, что ни размеры особей, ни их вес (Zwölfer, 1931; Ильинский, 1931; Скобло, 1935) не могут явиться адэкватным мерилом будущей плодовитости самок; это особенно хорошо видно при рассмотрении тех изменений, которые наступают в плодовитости самок под влиянием условий среды в период имагинальной жизни.

В связи с этим существен вопрос о физиологическом механизме влияний среды, вызывающих изменения плодовитости. Здесь в дополнение к сообщенным мной ранее фактам по расходу энергии при развитии в различных условиях тепла и влажности и связи этого с плодовитостью у чешуекрылых могут быть приведены некоторые данные по содержанию жира в гусеницах озимой совки, питавшихся разными растениями (табл. 19).

Таблица 19. Содержание жира в гусеницах озимой совки после прекращения питания, при росте на разных питающих растениях

Название растения	Содержание жира в % (от сухого веса)
Artemisia vulgaris	36,5
Solanum tuberosum	29,8
Brassica oleracea	29,1
Chenopodium album	28,2
Cirsium arvense	24,5
Matricaria suaveolans	25,5
Vicia sativa	25,0
Secale cereale	24,7
Zea mays	20,1
Nicotiana tabaccum	17,0

Из приведенных чисел и сопоставления данных табл. 1 видно, что имеется некоторый параллелизм между содержанием жира и плодовитостью. Табак, рожь и кукуруза дают наименьший процент его, тогда как чернобыльник, капуста, марь и другие виды — больший.

Внешние условия при жизни имаго также существенно влияют на физиологическое состояние организма.

При выходе бабочек из куколок содержание жира в них может быть очень значительным и доходить до 40—50% по весу от сухого вещества; в табл. 20 дано содержание жира в только что вышедших из куколок особях озимой совки и кукурузного мотылька.

Таблица 20. Содержание жира в только что вышедших из куколок озимой совки и кукурузном мотыльке

Название вида и пол	% жира к живому весу	% жира к сухому весу
Озимая совка		
а) Самки	12,3 (16,8—7,8)	38,4 (50—20)
б) Самцы	16,4 (18,8—14,0)	41,2 (44,5—38,0)
Кукурузный мотылек		
а) Самки	14,5 (22,7—10,1)	36,3 (56—20)

Содержание жира в самках в конце жизни сильно меняется в зависимости от температуры, при которой они жили (табл. 21).

Таблица 21. Содержание жира в самках озимой совки и кукурузного мотылька в зависимости от содержания имаго при разных температурах

Термический режим	% жира от живого веса	% жира от сухого веса
Озимая совка		
12—15°	1,71 (2,5—0,92)	6,4 (9,0 — 3,8)
22—24°	9,10 (15,3—3,0)	28,6 (42,0 — 15,3)
28—32°	9,8 (17,0—2,7)	24,3 (41,4 — 7,3)
Кукурузный мотылек		
15°	—	19,0
25°	6,8 (12,2—3,6)	23,6 (54—14)
30—32°	11,1 (17,1—5,1)	24,8 (30—28,5)

Бабочки для исследования на жир (табл. 21) брались незадолго до естественной смерти; видно, что жизнь при пониженной температуре ведет к очень значительным затратам жира, почти полному его исчезновению; при повышенной температуре количество исчезающего жира немногим больше, чем при средней температуре (его тратится около 25% от исходного количества), но в этом случае длительность жизни сильно сокращена и, следовательно, в единицу времени затрата жира очень повышена.

Изучение дыхания у самок озимой совки и кукурузного мотылька в разных термических условиях показывает, что при повышении температуры интенсивность дыхания сильно, а при понижении несколько возрастает, по сравнению с тем, что наблюдается при оптимуме (рис. 6). Повышение расхода жира в этих условиях может быть, следовательно, поставлено в связь с наблюдаемыми изменениями дыхания.

Ежедневный учет потребления глюкозы самками озимой совки показал ее расход в среднем 20—40 мг на особь весом в 250 мг за одни сутки; таким образом, на весь период жизни количество усваиваемой глюкозы может равняться 400—800 мг на особь[1].

Количество жира в самках в конце жизни при питании растворами глюкозы разной концентрации, а также совершенно не питавшихся или питавшихся лишь водой (взятыми в момент гибели), показывает значительные различия. При питании раствором глюкозы в 40% даже при откладке свыше 1 000 яиц содержание жира в самках возрастает против исходного его количества; отсутствие питания или использование только воды ведет у озимой совки к полному или почти полному исчезновению жира; у кукурузного мотылька эта картина проявляется слабо (табл. 22).

Таблица 22. Содержание жира в самках озимой совки и кукурузного мотылька, живших на разных диэтах

Диэта	Содержание жира в %	
	от живого веса	от сухого веса
Озимая совка		
Голод	2,9 (3,3—2,5)	7,2 (8,4—6,0)
Вода	1,3 (1,6—1,0)	4,2 (5,0—3,4)
Глюкоза 5%	3,3 (3,8—2,9)	10,3 (13,0—7,7)
Сахароза 5%	1,3	4,3
Глюкоза 12%	5,2	16,0
Сахароза 12%	4,2	15,0
Глюкоза 40%	13,5 (20—7,1)	37,1 (47,5—13,2)
Сахароза 40%	10,0	26,3
Кукурузный мотылек		
Голод	11,0 (14,4—7,4)	29,0 (30,5—27,0)
Вода	9,2 (13,0—5,5)	19,0 (35,3—13,0)
Глюкоза 5%	6,8 (12,2—3,6)	23,6 (54—14)
Глюкоза 15%	7,4 (12,5—2,8)	24,9 (53—8)
Глюкоза 40%	9,8 (9,9—9,7)	25,8 (28,0—23,6)

У обоих видов процент жира наименьший у особей, питавшихся водой или слабыми растворами сахара, и постепенно возрастает с улучшением условий питания. У особей, не получавших воды и пищи, количество жира, исчезнувшего за период жизни имаго, значительно ниже, чем в случае потребления воды, что, возможно, стоит в связи с неподвижностью самок в условиях опыта, почему метаболической воды нехватает для полного использования запасов жира.

Сходные, но менее полные данные были получены для лугового мотылька. Они показывают, что если происходит питание сахарами, то при любых концентрациях раствора до 40% наблюдается (даже в условиях опыта) положительное его влияние на плодовитость; уменьшение плодовитости от питания высокой концентрацией растворов сахара или от перекармливания нами не наблюдалось. Таким образом, вопреки указаниям Скобло (1935), едва ли можно думать, что для нормальных условий существования чешуекрылых высокая концентрация нектара (т. е. раствора преимущественно глюкозы и

[1] В экспериментах над всеми тремя видами при питании самок 5—40% раствором сахара последний не был обнаружен; таким образом, могло быть рассчитано количество сахара, усвоенного насекомыми, по количеству поглощаемого раствора и его концентрации.

фруктозы с ничтожной примесью сахарозы) может являться фактором, подавляющим плодовитость [1].

Это тем более справедливо, что, по данным Скорикова (1936), процент сахаров в нектаре цветов, которыми обычно питается озимая совка, луговой и кукурузный мотыльки (подсолнечник, клевер, тыква, горчица и др.), колеблется от 23 до 61.

ВЫВОДЫ

1. Плодовитость самок озимой совки, лугового и кукурузного мотыльков может быть снижена до предела (полного бесплодия) под влиянием тепла и влажности в гусеничной, куколочной и имагинальной фазах; влияние качества (и количества) пищи очень велико в личиночной фазе, тогда как имагинальное питание (при наличии воды) для лугового мотылька, а также для кукурузного мотылька имеет относительно меньшее значение.

2. Отрицательные влияния при развитии преимагинальных фаз не компенсируются оптимальными условиями жизни имаго; равным образом при благоприятных условиях развития преимагинальных фаз, но при отрицательных условиях существования половозрелой фазы могут наступать крайние степени снижения плодовитости.

3. Влияние высокой концентрации растворов сахаров как пищи для имаго не имеет отрицательного значения в плодовитости; отрицательно влияет лишь питание слабыми растворами (недостаток пищи).

4. Яйца озимой совки, откладываемые голодавшими особями, оказываются нежизнеспособными; известный процент нежизнеспособных яиц откладывают также особи при питании жидкими (5%) растворами глюкозы и сахарозы.

5. Высокие концентрации глюкозы и сахарозы при питании ими самок могут приводить к удлинению жизни и удлинению периода созревания самок (концентрации около 40%).

6. Вес самок, равно как и содержание в них жира не могут служить критерием их плодовитости даже при экспериментально создаваемых однообразных условиях жизни всех особей и их голодании; наличие же питания половозрелой фазы и климатический режим в период имагинальной жизни могут совершенно извращать ожидаемую связь.

ЛИТЕРАТУРА

1. Buxton a. Mellenby, The measurement and control of humidity, Bull. Ent. Reas. 25, p. 171, 1934. — 2. Данилевский А., Роль питающих растений в биологии лугового мотылька, Энт. обозр., 26, стр. 91—110, 1935. — 3. Eideman H., Influence of temperature on the number of eggs in Lepidoptera. Trans. 4th Int. Congr., Ent. Ithaca, 2, p. 355—356, 1929. — 3a. Idem, Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren, T. 2. Zt. angew. Ent., 18, p. 57, 1931. — 4. Enderlein C., Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus vom ontogenetischen Standpunkt, Zool. Jahrb. Anat., 16, 1902. — 5. Fischer E., Lepidopterologische Experimentalforschungen, Allgem. Zeitschr. Ent., 26, 1902. — 6. Hoffman Ch., Der Einfluss von Hunger und Lebensraum auf Wachstum und Fortpflanzung von Lepidopteren, Zeitschr. angew. Ent., 29, p. 51, 1933. — 7. Ильинский А., О плодовитости сосновой совки и к вопросу о причинах инвазии массовых первичных вредителей (рукопись), 1931. — 8. Кожанчиков И., Роль энергетических процессов в куколочном развитии озимой совки и мельничной огневки, Докл. Академии наук, 3 стр., 548. 1934. — 9. Он же, К вопросу об изменениях физиологических процессов при развитии насекомых в разных термических условиях, Защита раст., № 5, стр. 75, 1935. — 10. Он же, Расход энергии при развитии куколок Agrostis и Ephestia как функции температуры, Труды ЗИН Академии наук СССР, IV, стр. 313—388, 1936. — 11. Кожанчиков И., Михайлова Т., Ржечицкая Ю. и Володина Г.,

[1] В приведенных экспериментах самки могли питаться круглые сутки, и перекармливания не наступало. Расхождение с данными Скобло (1935), где наблюдалось снижение плодовитости, бы ь может, можно объяснить или загрязненностью продажного сахара, или пониженной влажностью воздуха.

Влияние питающего растения на развитие гусениц озимой совки, Итоги научно-иссл. работ по защ. раст., стр. 51, 1936. — 12. Левитт М., Зминность лялечек на плидности метеликов прядки-недопарки (Porthetria dispar L.), Труды Инст. биол. и зоол. ВУАН, 4, стр. 135, 1934. — 13. Ненюков Д., О некоторых особенностях питания Lepidoptera, Защита раст., 4, стр. 12—14, 1927. — 14. Norris M., Experiments on he factors influencing fertility in Ephestia kühniella Zell., Proc. Zool. Soc. Lond., p. 903—934, 1933. — 15. Norris M., Adult nutrition, fecondity and longevity in the genus Ephestia. Proc. Zool. Soc. Lond., p. 333—360, 1934.—16. Пятницкий Г., Факторы, способствуюшие и ограничивающие массовые вспышки непарного шелкопряда в Крыму. Вопросы экологии и биоценологии, стр. 100, 1935.—17. Поспелов В., Пастэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых, Зап. Киев. общ. ест., 22, 1910.—18. Он же, Имагинальная диапауза и бесплодие у чешуекрылых, Докл. Академии наук СССР, 1, стр. 347—350, 1934. — 19. Рыжева А., Отчет о работе по питанию и плодовитости лугового мотылька (рукопись), 1931 — 20. Seitz A., Allgemeine Biologie der Schmetterlinge, 2. Teil, Zool. Jahrb. Syst., p. 131, 1894. — 21. Синицкий и Шекера, О влиянии голодания гусениц лугового мотылька и пр., Научн. записки по сах. пром., 23, 1933. — 22. Синицкий и Ратнер, Плодовитость лугового мотылька в связи с питанием различными кормовыми растениями, там же, 1934. — 23. Скобло И., Питание и плодовитость бабочек лугового мотылька, Защита растений, № 11, стр. 30, 1936. — 24. Скобло И., Влияние питания водой и сахарным раствором различной концентрации на созревание половых желез и на плодовитость бабочек лугового мотылька (Loxostege sticticalis L.), Изв. Научн. инст. Лесгафта, 19, стр. 163, 1936 (1935). — 25. Скориков А., Пчелопольное хозяйство, Изд. Академии наук СССР, 1936. — 26. Standfuss M., Handbuch der paläarktischen Ghrosschmeterlinge, Jena, 1894. — 27. Щербиновский Н., К вопросу о влиянии личинного голодания на плодовитость имаго, Защита растений, 1, стр. 124, 1924. — 28. Успенская Н., Причины колебания численности плодожорки, Итоги научно-исслед. работ по защ. раст., стр. 277, 1936. — 29. Знаменский А., К вопросу о влиянии температуры на развитие Phlyctaenodes sti ticalis L., Труды I Всерос. энт. съезда, 1915. — 30. Zwölfer W., Die Kieferneule, Panolis flammea Schiff., Zeitschr. ang. Ent., 17, p. 475, 1931. — 31. Zwölfer W., Die Nonne, Lymanthria monacha L. L. C. 80, p. 1—42, 1933.

ON THE INFLUENCE OF THE ENVIRONMENT UPON THE FERTILITY OF LEPIDOPTERA

by I. V. Kozhantchikov

Summary

The present work considers the connection of egg production in Agrotis segetum Schiff, Loxostege sticticalis L. and Pyraustra nubilalis Hb. with the influence of the environment (temperature, humidity and nutrition) during the development of pre-imaginal stages and imago-life. An investigation of that influence was carried out at each stage of development both under optimum conditions and under those which deviate from the latter. The results may be summarized as follows:

1. The development of all the three investigated species of Lepidoptera depends upon the effects of temperature, humidity or nutrition, the development of larvae or pupae and upon similar effects in the course of imaginal life. The influence of every one of the above enumerated factors in each period of development, despite a relative development of all other phases, may cause not only a reduction of oviposition (or of the whole egg production in general), but even a complete sterility.

2. The feeding of butterflies with glucose solutions leads to an increase of egg production in all the three investigated species of Lepidoptera. A rise in the concentration of the sugar solution has no harmful effect on egg production which reached its maximum when butterflies were fed with a 40% solution of glucose. On rising the concentration of sugar solutions, a lengthening of the imaginal period was observed accompanied, but not always, by a similar lengthening of the maturation period in females.

3. When butterflies were fed wifh 40—20% solutions of glucose a complete digestion of sugar might be noted. Females of all three species receiving as food solutions of glucose (or saccharose) of high concentra-

tion revealed an accumulation of fat notwithstanding a large number of eggs deposited (Agrotis segetum over 1 000 eggs, Pyrausta nubilalis over 500 eggs).

4. All eggs deposited by starved females of Agrotis are unable to attain full development due to the lack of nutritive material. Being fed with weak solutions of glucose (about 5—6%) a large percent of eggs (about 50%) cannot likewise reach full development and only in those cases when sufficiently nutritive food is used (10—40% sugar solutions) no dying off of eggs occurs in the course of the developmental period.

5. Neither the weight of pupae (or butterflies) nor the percent of fat content may serve as a criterion of the fertility in females. The correlation of those characters with various degrees of fertility may be observed only in the case of underfeeding the caterpillars, which induces a difference in weight, the above correlation being, however, possible in starved females or in species with rudimental mouth appendages.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ВАРИИРОВАНИЯ PSITHYRUS RUPESTRIS F. В СВЯЗИ С РАСПРОСТРАНЕНИЕМ И ВАРИИРОВАНИЕМ РОДА LAPIDARIOBOMBUS VOGT (HYMENOPTERA, APOIDEA)

В. В. Попов

Из Зоологического института Академии наук СССР (дир. — акад. С. А. Зернов)

Отличительной особенностью паразитических пчелиных в целом является их различное для разных групп полифилетическое и частично геоисторически разновременное происхождение от соответствующих групп хозяев. Положение это, высказанное впервые Мюллером (1871), не является всегда очевидным или легко доказуемым, так как в процессе эволюции частичной, а иногда и полной смены хозяев и влияния различных экологических факторов первоначальные исходные простые положения были сильно усложнены. Известное в паразитологии правило Фурмана (Fuhrmann, 1909), основанное на изучении эндопаразитов птиц и говорящее о том, что определенным группам хозяев соответствуют определенные группы ленточных глист, вполне приложимо к паразитическим пчелиным. Таким образом, прямая исходная дивергенция организмов, обусловленная мюллеровским правилом, сочетается в дальнейшем с параллельным развитием их, согласно правилу Фурмана. Разбор взаимодействия этих правил в каждой конкретной группе и будет являться канвой для построения филогении пчелиных. Одним из классических случаев несомненного филогенетически близкого родства являются роды Psithyrus (паразит) и Bombus s. l. (хозяин). Здесь налицо не только действительно предельное морфологическое сходство, достаточно хорошо изученное и свидетельствующее о несомненно близких родственных связях (правило Мюллера), но и исключительная приуроченность паразита, иногда даже его определенного вида, к определенному виду хозяина и во всяком случае групп паразита к группам хозяев (правило Фурмана). Эта приуроченность так велика, что до сих пор не решен окончательно вопрос о монофилетичности происхождения рода Psithyrus. Полагают внутривидовое происхождение определенных групп паразита от определенных групп хозяев — почти предельная трактовка мюллеровского правила (см. Plath, 1922; Richards, 1927; Reinig, 1935; Popov, 1931).

Подрод Psithyrus s. str. является единственным паразитом рода Lapidariobombus. Reinig недавно в своей интересной работе (1935) показал, что соответствующим видам и подвидам Lapidariobombus отвечают соответствующие формы паразита, а именно: P. rupestris rupestris F. — L. lapidarius lapidarius L., P. rupestris orientalis Reinig — L sicheli Rad., P. rupestris eriophoroides Reinig — L. keriensis F. Mor. и, вероятно, P. rupestris siculus Reinig — L. lapidarius decipiens Per.; более того, географическое распространение соответствующих паразита и хозяина полностью совпадает, и процесс изменчивости видов протекает параллельно в одном и том же направлении.

Ранее Reinig (1930) специально изучил статистически вариирование P. rupestris и показал направление этого вариирования: от тем-

ных меланизированных форм средней и частично юго-восточной Европы к более светлым на юго-западе и востоке Европы и особенно северной Азии,—конечно, это только способ выражения,—как будет видно из дальнейшего, процесс изменчивости протекает в обратном порядке. Материал Reinig был обширен и происходил из различных пунктов Евразии; с территории нашего Союза были получены достаточные популяции, преимущественно с западного Кавказа, Туркестана и Забайкалья, но вся страна в целом была изучена слабо. Обработав соответствующие более обширные материалы Зоологического института Академии наук СССР, я смогу здесь почти полностью подтвердить и несколько пополнить данные Reinig.

У самок P. rupestris изменения окраски сводятся к следующему: на совершенно черных туловище и первых четырех тергитах брюшка типичной формы появляются последовательно светлые пятна и затем такая же перевязь на переднеспинке, щитке и боках тергитов II, II и III и, наконец, I, II и III соответственно; почти параллельно этому обычно красный тергит IV типичной формы становится черным у светлой восточной. Первый процесс выражен в табл. 1, семь классов которой едва разнятся от шести классов Reinig[1]: в эту таблицу включены для контраста также данные анализа популяции из Чехо-Словакии, любезно присланной для изучения Prof. Dr. J. Orenberger и J. May. Сравнение с соответствующей таблицей Reinig (1930, 271, табл. 11) дает полное совпадение для Западной Европы, запада европейской части Союза и Сибири, но и ясные отличия для востока европейской части Союза, Амурской области и Уссурийского края.

Изучение отдельных популяций из различных пунктов полностью подтверждает табл. 1, более тонко показывая постепенное посветление на восток: так (табл. 2), максимум частоты (мода) в Гремячке падает на V класс, в то время как у близких, но западнее (Шатиловская опытная станция) или южнее (Докучаевский хутор) лежащих пунктов этот максимум лежит между классами IV и V; соответственно возрастает с запада на восток величина M в полном согласии с табл. 1; подобным же образом меняется и квадратическое уклонение.

Таблица 1

Популяции	Классы							n	M	r
	I	II	III	IV	V	VI	VII			
Чехо-Словакия	18	33	5	1	1	—	—	58	1 858	±0,759
Западноевропейская часть Союза	3	4	6	21	2	—	—	36	3 045	±1,242
Восточноевропейская часть Союза	—	2	9	42	61	37	6	157	4 834	±1,298
Сибирь (до Байкала) . . .	—	—	—	3	30	35	8	76	5 284	±0,716
Забайкалье, Якутия, Монголия	—	—	—	—	46	51	7	104	5 625	±0,567
Амурская область, Приморье	—	—	—	2	15	11	—	28	5 518	±0,616
Кавказ, Закавказье	1	1	6	10	—	7	5	30	4 600	±1,113
								489		

[1] К этим семи классам из систематической литературы можно подобрать соответствующие вариации разных авторов: класс I — forma typica (тергит IV красный); aber. dobrotvorskii Kolosov, 1930 (тергит IV черный); класс II — var. 2 Kriechbaumer, 1854, var. b. Thomson, 1872, var. I Schmiedeknecht, 1883. aber. arnoldi Kolosov, 1930 (тергит IV черный) r. valesianus Quilis Perez, 1932; класс III — var. β. Eversmann, 1852; var. 3 Kriechbaumer, 1854; var. 2 Schmiedeknecht, 1883, var. 2 Hoffer, 1888; aber. solovievi Kolosov, 1930; r. hispanicus Quilis Pérez, 1932; класс IV — var. γ Eversmann, 1852; var. 4 Kriechbaumer, 1854; класс V — var. 3 Hoffer, 1888; subsp. orientalis Reinig, 1930, r. preudoflavonicus Quilis Pérez, 1932; класс VI — var. 3a Hoffer, 1888, r. sahunensis Quilis Pérez, 1932; класс VII — r. flavonicus Quilis Pérez, 1932.

Таблица 2

Популяции	Классы									
	I	II	III	IV	V	VI	VIII	n	M	r
Pisek, Чехо-Словакия (J. May)	8	8	2	1	—	—	—	19	1 079	±0,348
Шатиловская опытная станция б. Тульской губ.	—	2	2	19	28	8	1	60	4 650	±0,621
Докучаевский хутор, Каменная степь б. Воронежской губ. (А. Индыченко)	—	—	2	9	10	2	1	24	4 208	±0,902
Гремячка б. Рязанской губ. (А. Семенов - Тян-Шанский)	—	—	1	6	11	2	—	20	4 700	±0,761
Онгудай, Алтай (А. Якобсон, г. Макарьин)	—	—	—	1	15	14	2	32	5 531	±0,783
								155		

Вариирование самцов более значительно и разнообразно; Reinig (1930) насчитывает пять независимых компонентов окраски и рисунка, сводимые к семи классам. Я не собираюсь повторять здесь тщательный и тонкий анализ Reinig, так как он не является необходимым для поставленной мною задачи, моя цель—показать только общий процесс изменения окраски, приурочив его по возможности к определенным частям ареала. Семь классов Reinig не отвечают применяемым мною одиннадцати и, кроме того, я располагаю их в обратном порядке для целей сравнения с классами самки. Отличия между классами у самцов сводятся грубо к следующему:

Класс I. Туловище и основные тергиты брюшка черные (forma typica; var. I Kriechbaumer, 1854).

Класс II. На переднеспинке узкая и неявственная примесь светлых волосков, иногда также и на боках тергита I (r. hispanicus Quilis Pérez, 1932).

Класс III. Переднеспинка с неясной перевязью, щитик с немногими светлыми волосками; тергит I на бóльшей поверхности и вершинные боковые ресницы тергита II светлые (var. 2 Kriechbaumer, 1854, var. I Hoffer, 1888).

Класс IV. Перевязь переднеспинки более или менее явственная, щитик и тергит I светлые, тергиты II и III с значительной примесью светлых волосков (var. 3 Kriechbaumer, 1854; var. 5 Hoffer, 1888; var. I Schmiedeknecht, 1883).

Класс V. Перевязь переднеспинки и щиток светлые; тергит I светлый, тергит II по бокам с примесью черных волосков; тергиты III и IV с пучками и ресницами светлых волосков.

Класс VI. Переднеспинка, щиток и тергит I светлые; тергит II по бокам и по середине, тергит III по середине и тергит IV черные (var. 6 Hoffer, 1888).

Класс VII. Подобен классу VI, но тергит II по середине без черных волосков; примесь светлых волосков на тергите III значительнее (var. 5 Kriechbaumer, 1854; var. 2 Schmiedeknecht, 1883).

Класс VIII. Переднеспинка, щитик и тергиты I—III желтые, тергит IV черный (var. 6 Kriechbaumer, 1854).

Класс IX. Переднеспинка, щитик и тергит I и II светлые, на тергите II по бокам пучки черных волосков; тергит III с примесью черных волосков по середине; тергит IV лишь с небольшой оральной бахромкой черных волосков (var. 3 Schmiedeknecht, 1883).

Класс X. Подобен предыдущему, но тергит IV светлый, без примеси черных волосков.

Класс XI. Подобен предыдущему, но тергиты I—III сплошь светлые (var. 7 Hoffer, 1888; r. flavidus Quilis Pérez, 1932).

Данные анализа самцов даны в табл. 3. Сравнение с соответствующими таблицами Reinig (1930) не дает определенных результатов.

Таблица 3

Популяции	Классы												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	n	M	r
Чехо-Словакия	19	31	41	—	4	—	—	—	5	—	—	100	2 590	±2,714
Запад европейской части Союза	6	6	16	63	18	2	1	1	3	2	1	113	4 143	±2,505
Восток европейской части Союза	—	—	19	35	48	48	29	9	24	7	7	226	6 531	±2,124
Сибирь (до Байкала)	—	—	—	—	3	5	3	3	3	1	1	19	7 879	±1,844
Забайкалье, Якутия, Монголия	—	—	—	3	14	10	7	3	2	2	1	42	6 286	±1,679
Амурская область, Приморье	—	3	—	—	2	—	1	3	3	—	—	12	6 167	±2,851
Кавказ, Закавказье	—	—	—	1	—	—	—	1	1	1	1	5	8 500	±3,006
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	517		

Подобно вариированию самок, самцы светлеют по направлению на восток,—так, максимум частоты (мода) для Чехо-Словакии лежит в классе III, запада европейской части Союза — IV, востока — V и VI, Сибири — VI и VII, но уже для Забайкалья и монголии — V и VI; соответственно этому постепенно изменяется и величина M, достигая своего максимума в Сибири. Параллельное изучение отдельных популяций из отдельных пунктов более точно иллюстрирует процесс постепенного посветления (табл. 4), хотя картина здесь менее ярко выражена, чем в соответствующей таблице самок; максимум (мода) для Детского Села лежит в классе IV[1], более восточных — Шатиловской опытной станции и Харькова в V и VI и, наконец, Гремячки в V и VI. Как и для самок, будущий материал покажет, ве-

Таблица 4

Популяции	Классы												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	n	M	r
Pisek, Чехо-Словакия (J. May)	12	15	20	—	2	—	—	—	4	—	—	58	2 794	±2,948
Детское Село близ Ленинграда (А. Скориков)	—	—	13	56	18	—	—	—	—	—	—	87	4 057	±0,593
Шатиловская опытная станция быв. Тульской губ.	—	—	1	11	9	21	6	2	6	2	—	58	5 862	±1,606
Гремячка быв. Рязанской губ. (А. Семенов-Тян-Шанский)	—	—	7	15	23	21	11	4	17	4	3	105	6 276	±2,155
Харьков (В. Редикорцев)	—	—	7	2	8	3	1	1	—	1	1	24	5 125	±2,890
Песчанка, Забайкалье (П. Михно)	—	—	—	3	6	4	5	1	1	—	—	20	5 900	±0,995
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	346		

[1] Здесь на однородности материала (только три класса), несомненно, сказывается влияние меланизирующей области Балтийского моря (Скориков, 1922).

роятно, прямую зависимость моды популяции от ее более южного местонахождения. Обращает на себя внимание максимум для Песчанки (Забайкалье) в классе IV. В последнем случае, следовательно, процесс меланизации, отмеченный для самок на территории Амурской области и Приморья, у самцов начинается с Забайкалья. Меланизированные формы самок (класс IV) известны из бухты Терней, Сихота Алин (Н. Крылов, 2 самки) и самцов (класс II) из г. Алдомы близ Яяны и Аян — Нелькан (В. Попов, 2 самца). Кроме того, с метеорологической станции Бомнак, р. Зея, Амурская область, 8.VIII. 1924 г. (В. Дорогостайский) мне известен один самец, который имеет следующую окраску: переднеспинка, бочки, щитик и тергиты I и II (за исключением боковых черных пучков) светложелтые; тергиты III — VII черные; ноги в черных волосках без примеси светлых: ab. nigrocaudatus nov. Таким образом, не отмеченное Reinig потемнение светлоокрашенного P. rupestris orientalis, несомненно, имеет место в пределах нашего Дальнего Востока.

Давая общую характеристику типичной расы и расы восточной (P. rupestris orientalis), Reinig (1930) подчеркнул, что у самок первой тергиты IV и V, в большинстве случаев красные, а у второй в подавляющем большинстве случаев (99,1%) только V. Наряду с сильным посветлением восточной формы, этот признак является наиболее важным и постоянным. Переисследование с этой точки зрения материала таблицы первой дано в табл. 5; здесь в процентах показано отношение количества самок с красным тергитом IV (слева) к самкам с черным тергитом IV (справа), принимая общее количество экземпляров каждого класса и района за 100%. Обращают на себя внимание высокий процент типичной формы в Чехо-Словакии и почти исчерпывающий процент типично окрашенных самок P. rupestris orientalis на всей громадной территории Союза, от западных границ до Тихого океана. На Кавказе, повидимому, смешаны обе формы, но материал слишком мал для достоверного суждения; Reinig (1935) относит все же кавказские экземпляры к восточной расе. Соответствующие материалы табл. 3 приведены в подобной же процентной обработке в табл. 6, где речь идет о красной (слева) и черной (справа) окраске тергита IV самцов. Картина почти аналогична картине предыдущей таблицы. Следует отметить высокий процент самцов с окраской западного типа в III и IV классах на западе европейской части Союза и класса III в Приморье (речь идет об экземплярах, приведенных выше).

Относительно окраски шмелей существует воззрение, высказанное впервые А. Скориковым (1922) и поддержанное Reinig (1930a), гласящее, что носительницей прогрессивной окраски является самка и атавистической—самец. Reinig (1935) полагает, что подвиды P. rupestris находятся in statu nascendi. Таким образом, понятно, почему самцы дают менее четкую географически и статистически картину обособления обеих форм. Для большей части территории запада европейской части Союза следует сделать еще один вывод—здесь происходит проникновение на запад восточной светлоокрашенной формы и вытеснение или ассимиляция западной. Итак, если и можно говорить о более или менее узкой реальной границе между двумя подвидами, находящимися, как это думает Reinig, in statu nascendi, то она должна проходить по территории запада европейской части Союза; под этой последней я разумею узкую полосу к западу от линии Ленинград—Новгород—Смоленск до Киева и Одессы. Соответствующие самки I и II класса с красными тергитами IV и V известны из следующих пунктов: пустошь Кринец близ Новоржева (Н. Кузнецов, 1 самка), Амбросовичи, Витебщина (А. Бируля, 1 самка), Пинск (Глазов, 1 самка), Борщово близ Радомысля (А. Бируля,

Таблица 5

Популяции	Классы							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	Средний процент
Чехо-Словакия	61,2:38,8	42,4:57,6	100,0:0	100,0:0	100,0:0	—	—	55,4:44,6
Запад европейской части Союза	25,0:75,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	—	—	4,7:95,3
Восток европейской части Союза	—	0:100,0	0:100,0	0:100,0	6,0:94,0	2,7:97,3	0:100,0	3,2:96,8
Сибирь (до Байкала)	—	—	—	0:100,0	3,3:96,7	0:100,0	12,5:87,5	2,4:97,6
Забайкалье, Якутия, Монголия	—	—	—	—	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0
Амурская область, Уссурийский край	—	—	—	0:100,0	0:100,0	0:100,0	—	0:100,0
Кавказ и Закавказье	0:100,0	0:100,0	0:100,0	30,0:70,0	—	57,0:43,0	20,0:80,0	16,6:83,4

Таблица 6

Популяции	Классы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Средний процент
Чехо-Словакия	90,6:9,4	95,1:4,9	—	100,0,0	—	—	—	100,0:0	—	—	—	95,0:5,0
Запад европейской части Союза	—	83,3:16,7	25,0:75,0	39,7:60 3	77,7:23 3	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	33,6:76,4
Восток европейской части Союза	—	—	5,2:94,8	17,1:82,9	12,5:87,5	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0;100,0	0:100,0	0:100,0	5,7:94,3
Сибирь (до Байкала)	—	—	—	—	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0
Забайкалье, Якутия, Монголия	—	—	—	0:100,0	14,2:85,8	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	0:100,0	4,6:95,4

Популяции	Классы I	II	III	IV	V	VI
Амурская область, Приморье	—	100,0:0	—	—	0:100,0	—
Кавказ и Закавказье .	—	—	—	0:100 0	—	—

Популяции	Классы VII	VIII	IX	X	XI	Средний процент
Амурская область, Приморье	0:100,0	0:100,0	0:100,0	—	—	25,0:75,0
Кавказ и Закавказье . .	—	0:100,0	0:100.0	0:100,0	0:100 0	0:100,0

1 самка). Это, следовательно, и есть реальные крайние точки обитания R. rupestris на востоке Европы. Самцы III—IV классов с красными тергитами IV—VII распространены значительно шире: Ленинград (колл. Моравица, 1 самец), Детское Село близ Ленинграда (А. Скориков, 35 самцов), Нарва (к. Моравица, 1 самец), Шатиловская опытная станция близ Новосиля (5 самцов), Гремячка б. Данковского уезда Рязанской губ. (А. Семенов—Тян-Шаньский, 12 самцов), Каменка б. Орловской губ. (С. Горбачев, 1 самец), Никуличи б. Мценского уезда Орловской губ. (Брянчанинова, 1 самец), Курск (С. Малышев, 1 самец), Полтава (1 самец), Харьков (В. Редикорцев, 5 самцов), Славута б. Изяславского уезда Волынской губ. (З. Скачкова, 1 самец) и, кроме того, Песчанка б. Троицкосавского уезда, Забайкалье (П. Михно, 1 самец), г. Алдома близ Яна, северное Приморье (В. Попов, 2 самца), Аян-Нелькан, Северное Приморье (В. Попов, 1 самец) и Сюцзуктэ, юго-восточной Кентей, северо-западнее Урги, Монголия (П. Козлов, 2 самца). Обращает на себя внимание широкое, но малочисленное (18,8% к 81,2%) распространение западно окрашенных форм самцов в европейской части Союза, полное их отсутствие в Сибири и новое появление (о чем будет речь далее) в Забайкалье, Монголии и Приморье. Таким образом, если для более прогрессивных самок почти вся территория европейской части Союза населена окончательно восточной формой, для более консервативных самцов большая ее поверхность еще свидетельствует о сравнительно недавнем ее заселении. В ранней работе Reinig (1930) справедливо полагал, что типичная форма P. rupestris распространена только в Северной, Средней и юго-западной Европе, а P. rupestris orientalis в Восточной Европе, Сибири и Забайкалье; в работе 1935 г. Reinig считает, что первая занимает также Восточную Европу, а вторая только Сибирь и Кавказ; на приведенной им карте типичная форма доходит до Средней России, а восточная начинается лишь с Заволжья. Теперь можно утверждать, что почти вся европейская часть Союза, за исключением крайнего запада, занята восточной формой, что в свете значительно более широкого распространения B. lapidarius является принципиально важной поправкой к работе Reinig.

Обратимся теперь к роду Lapidariobombus. В 1922 г. А. Скориков опубликовал карту распространения рода, повторив ее в 1931 г. более подробная карта дана Reinig (1935). Согласно схеме А. Скорикова, род не принадлежит к очень молодым, является в основе чисто горным и имеет два центра видообразования: центрально-

азиатский (особенно продуктивный) и кавказско-малоазиатский. По Reinig, род (или подрод) состоит из четырех групп: lapidarius, koriensis, sicheli и rufofasciatus (род Kozlovibombus Skor.). Большинство видов, находящихся, по Reinig (1935), in statu nascendi, легко распределяются по соответствующим двум центрам. В Европе, следовательно, распространение шло с востока на запад. В качестве исходной формы для B. lapidarius Reinig (1935) считает желтополосых и короткошерстых шмелей типа decipiens, обитавших в средиземноморских (предгорных?) степях. Горный европейский B. alticola Kriechbaumer (Пиренеи, Альпы) является подвидом сибирского B. sicheli. Согласно взглядам А. Скорикова, любезно сообщенных нам, это два самостоятельных вида группы sicheli (см. также Скориков, 1922а), между которыми в прошлом могла существовать связь через алтайско-западно-сибирского B. verticiflavus Skor. и кавказского B. cazurroi Vogt, являющихся, по Reinig, лишь forma individualis от B. sicheli.

Подобный взгляд на эволюцию Lapidariobombus не противоречит эволюции не только его паразита-подрода Psithyrus (s. str.), но и всего рода Psithyrus в целом. Ранее было высказано предположение (Popov, 1931), что род Psithyrus возник на Ангарском материке в середине третичного периода под влиянием энергичной горообразовательной деятельности и связанными с нею колебаниями и изменениями климата. Это подтверждается и сменой растительных ландшафтов: шмели, как известно, обитатели умеренного и арктического пояса. В эоцене, когда в Европе до Южного Урала существовала субтропическая и тропическая флора, на севере Ангариды процветала умеренная „гренландская“ и северо-сибирская. Подобные же условия были и в Сибири; в Тургайский век, относимый к олигоцену или нижнему миоцену, на громадном протяжении от Восточной Европы до Аляски простиралась удивительно однообразная флора „из умеренных типов, как Fagus, Castanea, Ulmus, Alnus, Betula, Corylus, Juglans, Comptonia, Trapa“ (Криштофович, 1930); флора эта в течение значительного промежутка находилась в состоянии покоя, достигнув своих естественных—материковых и климатических границ (Криштофович, 1936). Вероятно, именно в этот период — олигоцен и миоцен,—а может быть, и несколько ранее (см. сказанное А. Криштофовичем, 1936а) о цагаянском типе растительности, который непосредственно и „со слабой видовой модификацией широко распространился по всей Палеарктике в виде Тургайской аркто-третичной флоры“) началось расселение шмелей по территории тургайской флоры в Голарктике, причем ни род Lapidariobombus, ни его паразит Psithyrus (s. str.) не были первыми звеньями эволюции шмелей: оба они отсутствуют в Новом Свете, хотя, как известно, B. sicheli проник даже на Камчатку[1]. Современное распространение подрода Psithyrus (s. str.), насчитывающего в настоящее время 7 видов, следующее: P. rupestris (F.)—Европа, Северная Азия, Центральная Азия; P. chinensis (F. Mor)—Сы-чуань, Ганьсу, с. Юнань; P. monozonus Friese—Формоза; P. branizkii Rad горы Туркестана, Кашгария, Забайкалье, северо-западная Монголия; P. morawitzi Friese—Сы-чуань; P. cornutus Frison—западные Гималаи и P. novus Frison—Кашмир. За исключением одного P. chinensis все азиатские виды светлоокрашены.

[1] Связь с Новым Светом осуществилась раньше через ближайший Psithyrus (s. str.) подрод Eupsithyrus, дериватом которого, вероятно, следует считать подрод Laboriopsithyrus. Вопреки мнению Frison (1933), я не думаю, чтобы существовали также ближайшие родственные связи между Psithyrus (s. str.) и подродом Ashtonipsithyrus; сходство в строении килей стернита VI у P. suckleyi (Greene) может быть объяснено конвергенцией в результате адаптации; разница же в строении копулятивного аппарата слишком значительна.

т. е. имеют или совершенно светлую, или лишь с черной интрааляр-ной перевязью спинку туловища и светлые основные тергиты брюшка; более того, восточные виды (P. chinensis, monozonus, morawitzi) имеют значительное распространение красного цвета на вершинных брюшных тергитах. Отсюда естественно предположение, что светлоокрашенная, близкая к P. rupestris orientalis, но типа siculus или vasco (т. е. с значительным развитием красного цвета на вершине брюшка) форма явилась исходной для этого вида, что типичная, темная, западная форма является вторичной, подобно тому, как ее темноокрашенный хозяин является вторичным по отношению к своей исходной светлой форме и, что, наконец, распространение вида шло с востока на запад.

B. lapidarius занимает сейчас обширный ареал от Северной Африки (Атлас), Иберийского полуострова, Ирландии, Англии (без Шотландии), Средней Скандинавии, Южной Финляндии до Среднего Урала[1], южнорусских и украинских степей и Греции. Это распространение, любезно сообщенное А. Скориковым, несколько отличается от распространения Reinig (1935), который ограничивает распространение lapidarius на восток Заволжьем, пределами европейской зоны смешанных лесов и занимает почти всю палеарктическую Азию, за исключением ее крайних пределов; в Европу B. sicheli,—типичный представитель тайги,—проникает на крайнем северо-востоке (Скориков, 1925), где на некотором пространстве налегает на ареал B. lapidarius. Следовательно, ареал типичного P. rupestris rupestris целиком покрывается ареалом типичной формы B. lapidarius, ареал P. rupestris orientalis не только покрывает ареал B. sicheli, но на значительном пространстве почти всей европейской части Союза захватывает ареал B. lapidarius. Повидимому, я подчеркиваю, что это только предположение,—эволюция хозяев и паразита шла следующим образом: продвигаясь на запад в Средиземноморье [как теперь известно, в миоцене, Тургайская флора проникла в Европу, в начале плиоцена она достигает уже Прованса и Испании. Криштофович, 1936] и оттуда к северу светлоокрашенный и короткошерстный хозяин типа B. dicipiens дал начало лесному темноокрашенному и длинношерстному B. lapidarius, вместе с потемнением которого темнел пришедший с востока и продвигавшийся вместе с ним на север паразит—светлоокрашенный, с значительно развитым красным цветом на вершине брюшка, паразит типа P. rupestris siculus или vasco; обе формы B. lapidarius и P. rupestris, вероятно, в послеледниковое время и, возможно, вторично проникли на территорию Восточной Европы (и хозяин во всяком случае до Урала), где оба встретились с сибирским B. sicheli и его паразитом P. rupestris orientalis[2]; в суровых условиях послеледникового времени сибирские формы имели неоспоримое преимущество над более теплолюбивыми западными, особенно над отстающей от продвижения хозяина и, как это у пчелиных всегда имеет место, не покрывающей ареал по переферии формой паразита (Reinig, 1935); в месте перекрытия ареалов обоих видов хозяев паразит восточной формы перешел к паразити-

---

[1] Известно одно местонахождение —Свердловск (1 самка на сбор более тысячи экземпляров (Попов, 1923/24), которое является, повидимому, оторванным от основного; восточная граница, по фактическим данным, до нахождения в Свердловске была такова: Петрозаводск — Ярославль — Кузнецк б. Саратовской губ., а далее к югу—Волга (Скориков, 1922).

[2] Представитель второй группы Lapidariobombus B. sicheli в противоположность другой, более древней и далее на запад проникнувшей, но, почти не удержавшейся там благодаря изменению климата форме (B. alticola) получил пышное развитие в Азии и особенно Сибири (в пред- и особенно послеледниковое время), где он, как и его более молодая форма паразита P. rupestris orientalis, является единственным представителям своих групп.

рованию на лишенного здесь паразита B. lapidarius и затем стал успешно распространяться на запад, вытесняя постепенно или ассимилируя типичную форму.

С точки зрения эволюции паразитических пчелиных в целом случай смены форм паразита, разобранный выше, имеет определенный интерес: во-первых, потому, что в отношении паразитических пчелиных, как кажется, неизвестно ни одного случая попыток конкретного объяснения причин перехода паразита с одного хозяина на другого; во-вторых, потому, что этот переход состоялся в условиях конкуренции двух подвидов, которых считают in statu hascendi и, в-третьих, потому, что здесь одинаково окрашенный с хозяином паразит (synöke Bomboidie Reinig) был вытеснен иначе окрашенной формой. Эволюция подрода Psithyrus и рода Lapidariobombus полностью укладывается в рамки обычного понимания правил Мюллера и Фурмана; более же тонкие взаимоотношения дивергирующих форм паразита с видами хозяев зависят в конечном счете от чисто экологических причин (отсутствие или ослабление конкуренции), вызванных к жизни своеобразием эволюции хозяев. Та же легкость, с которой одинаково с хозяином окрашенный паразит был вытеснен иначе окрашенным, является лишним доказательством того, что в процессе естественного отбора сходство между паразитом и хозяином у шмелей не играет никакой роли. Reinig (1935) совершенно справедливо полагает, что ближайшая общность происхождения, одинаковое направление развития, происходящее в тех же экологических, географических, климатических и микроклиматических условиях, привели к наличию в некоторых случаях большого сходства в окраске между паразитом и хозяином, но что „For this reason and from the knowledge that the similarity seems to be of no value for the parasite against the host or against the enemies of both we cannot speak of mimicry, but only of similarity".

Немногое остается добавить теперь к вопросу о вариировании P. rupestris. Выше уже обращалось внимание на появление на Дальнем Востоке темной меланизированной формы с красным тергитом IV у самок и самцов, причем, вероятно, меланизированные самцы опять имеют более широкое распространение, чем самки, указывая на сокращение в прошлом более значительного ареала. Решающим обстоятельством в утверждении, что здесь налицо имеется своя особая форма, является не меланизирующее влияние Дальнего Востока, еще плохо освещенное в литературе, но, несомненно, имеющее место в действительности, а наличие красного тергита IV. В Восточной Азии известны и темные формы подрода Psithyrus (chinensis, monosonus) и формы с красными тергитами III—V (chinensis, monosonus, morawitzi). Дальневосточные темные экземпляры P. rupestris являются остатками особой более древней доледниковой формы типа decipiens (а по существу подобной типичной P. rupestris rupestris), окончательно вытесняемой более молодой формой P. rupestris orientalis, подвигавшейся сюда по мере изменения климата и проникновения элементов тайги (Берг, 1930, Криштофович, 1936) вслед за своим хозяином B. sicheli с соседней территории с запада; хозяином этой вытесняемой формы мог быть какой-либо другой, еще неизвестный вид Lapidariobombus; о подобных среднетретичных и доледниковых элементах в фауне и флоре Дальнего Востока говорит Л. Берг (1930). По существу же нахождения темноокрашенных экземпляров P. rupestris в Европе и на Дальнем Востоке является обычным случаем амфиконтинентального распространения. Теперь собрано большое количество фактов о подобном типе распространения; многие из них приведены Л. Бергом (1909); недавно особое обилие таких форм подчеркнул для фауны уховерток Г. Бей-Биенко (1936).

Из всех форм широко распространенного P. rupestris самая молодая subsp. orientalis оказалась и самой жизнеспособной; ее современный ареал огромен и рисуется в свете современных данных в следующем виде. Северная граница тянется от Ленинграда или вернее от юго-восточной Финляндии на восток несколько к северу, достигая Усть-Цильмы на Печоре (А. Журавский, 1 самка) и переваливая Урал несколько южнее северного полярного круга, опускаясь до среднего течения Нижней Тунгузки (д. Еремино, А. Чекановский, 1 самка) и далее вдоль Вилюя (р. Чона в районе р. Ныкынды, Ткаченко, 1 самка; устье р. Кемпердяй и Сунтар, колл. Якутского музея, 2 самки; Вилюйск, колл. Моравица, 1 самка) затем переходит за северный полярный круг в бассейне р. Яны (тундра на р. Дорча, О. Герц, 1 самка); далее, на восток сведений о распространении этого вида нет, но возможно, что он проникает несколько далее, не доходя, однако, до Камчатки. В дальнейшем граница проходит по побережью Охотского моря (г. Алдома близ Яны,' В. Попов, 4 самца; Аян-Нелькан, В. Попов, 6 самцов; Николаевск на Амуре, сбор Гидрографической экспедиции, 1 самка) и Японского моря (м. Олимпиады, Сихотэ-Алинь, Н. Крылов, 3 самки; залив Посьета, Н. Крылов, 2 самки). Южная граница в европейской части Союза лежит несколько севернее предельного распространения B. lapidarius: от Волыни (Славута Изяславского района, З. Скачкова, 1 самец) и Подолии (Кзендзовка Ямпольского района, П. Колаковский, 1 самец) на Полтавщину (Полтава, Ф. Лукьяновиц, 1 самка, 1 самец), Харьковщину (Харьков, В. Ярошевский, В. Редикорцев, 2 самки, 25 самцов; Куряж, В. Ярошевский, 2 самки, 1 самец), постепенно поднимаясь к северу до Саратова (Л. Болдырева, 1 самка), север Оренбургской области (Оренбург, Спасск, Э. Эверсман, 3 самки; см. Enersmanu, 1852, Иргизла, А. Якобсон и Р. Шмидт, Симон, 3 самки; Миассово, О. Сазонов, 4 самки, Тургояк Н. Кузнецов, 1 самка) поднимаясь к северу в обход безлесных пространств Казахстана, появляясь восточнее в Кокчетавском районе (Попов, 1934) и значительно южнее на Зайсане (Чаган-Ова, Б. Караваев, 2 самки), проникая на запад в Семиречье (Кечень, Рюкбейль, 1 самка) а на восток в Северную Монголию (Сугу-нур, верхняя Хара-гола, П. Козлов, 1 самка; Мишин-гун—Далай-гун, П. Козлов, 1 самец, р. Вакулей, В. Моллесон, 1 самка), чтобы через Манчжурию (предположительно) достичь залива Посьета. Оторванным местонахождением является Гань-су (Куку-нор, уроч. Уй-ю, П. Козлов, 1 самец), лежащим в области ареала subsp. eriophoroides Reinig. К этому последнему, вероятно, следует отнести указание H. Bischoff (1936) о нахождении subsp. orientalis в южном Ганьсу.

P. rupestris был ранее отмечен для Крыма (Popov, 1931); это указание было сделано на основании самки и самца из коллекции Зоологического института Академии наук СССР с этикетками „Крым, Вагнер“, относящихся к subsp. orientalis. Я не думаю теперь, что это местонахождение правильно; B. lapidarius в Крыму отсутствует, а южная граница P. rupestris orientalis, как было показано ранее, проходит значительно севернее. Повидимому, экземпляры неправильно заэтикетированы.

Кавказские местонахождения P. rupestris оторваны от основного ареала вида; ранее уже было высказано предположение, что здесь имеется своя форма; во всяком случае здесь встречаются и темные западные экземпляры и светлые восточные. На Кавказе и в Закавказье P. rupestris известен из следующих мест: Нальчик (колл. Н. Кокуева, 1 самка), Казбек (колл. Моравица, 1 самка), Бештау (А. Скориков, 4 самца), дорога на Клухорский перевал (М. Протопопова, 1 самка), дорога к Эльбрусу (А. Скориков, 1 самка), Лаго-

дехи (Б. Шелковников, 1 самка), Нуха, Шаотаняй лаг, 2500 м (Р. Шмидт, 1 самец), Зор (Малюженко, 5 самок), Дарачичаг (Малюженко, 3 самки), Черчер (Брянский, 2 самки), Еленовка на оз. Севан (Брянский, 5 самок), западный берег оз. Севан (Исаев, 2 самки); известен этот вид также и из прилежащих частей Восточной Турции: Артвин (О. Герц, 1 самка), Сара-Камыш (П. Андриевский, 1 самка) и Мерденек Ардаганского района (К. Сатунин, 1 самка); материал этот, однако, слишком мал, чтобы быть подвергнутым статистическому исследованию с некоторой надеждой на успех.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бей-Биенко Г. Я., Насекомые кожистокрылые, Фауна СССР, № 5, 1936.— 2. Берг Л. С., Рыбы бассейна Амура. Зап. Акад. наук. XXIV, № 9, 1909.—3. Он же, Ландшафтно-географические зоны СССР, Прилож. к Труд. по прикладной ботанике, генетике и селекции, Ленинград, 1930.— 4. Bischoff H., Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas unter Leitung von Dr. Sven Hedin und Prof. Süfing-Chang. Bombidae, Arkiv. f. Zool., 27, A, Nr. 38, 1936.— 5. Eversmann E., Fauna Hymenopterorum Volgo-Uralensis. Fam. Anthophilarum seu Apidarum, Bull. Soc. Nat, Moscou, III:, 1852.— 6. Frison Th. H., Records and descriptions of Bremus and Psithyrus from India (Bombidae: Hymenoptera), Rec. Ind. Mus., XXXV:, 1933.— 7. Fuhrmann O., Die Cestoden der Vögel, Zool. Jahrb. Suppl, 10, 1909.— 8. Криштофович А., Основные черты развития третичной флоры Азии, Изв. Главн. ботан. сада СССР, XXIX, 3–4., 1930.— 9. Он же, Основные пути развития флоры Азии, Учен. зап. Ленинградского гос. университета, № 9, 2, 1936.—10. Криштофович А., Развитие ботанико-географических провинций Северного полушария с конца мелового периода, Сов. ботаника, № 3, 1936a. – 11. Müller H., Anwendung der Darwinischen Lehre auf Bienen, Verh. Naturh. Ver. Preuss., Rheinl. u. Westf., 6, 1871.— 12. Plath O. E., Notes on Psithyrus, with records of two new American hosts, Biol. Bull., 43, 1932.— 13. Попов В. В., К познанию фауны шмелей окрестностей Екатеринбурга, Изв. Урал. гос. унив., III, 1923/24.—14. Он же, Фауна пчел Кокчетавского района Северного Казахстана, Труд. Казахст. базы Акад. наук СССР, 1, 3, 1934.— 15. Popov V. B., Zur Kenntnis der paläarktischen Schmarotzerhummeln (Psithyrus Lep.), Eos, VII, 1931.— 16. Reinig W. F., Phaeno-analytische Studien über Rassenbildung d. Psithyrus rupestris Fabr., Zool. Jahrb., Syst., 60, 1930.— 17. Он же, Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir Hochlandes, Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, 17, 1930a.— 18. Он же, On the variation of Bombus lapidarius L. and its cuckoo, Psithyrus rupestris Fabr., with notes on mimetic similarity, Journ. of Genetics, XXX, 1935.— 19. Скориков А. С., Шмели Петроградской губернии, Фауна Петроград. губ., II, в. 11, 1922.— 20. Он же, Шмели Палеарктики, Изв. Сев. обл. стан. защит. раст., IV: 1, 1922a.— 21. Он же, К фауне шмелей Ярославской губ., Тр. Ярославской ест. истории и краевед. общ., IV, 1925.— 22. Skorikov A. S., Die Hummelfauna Turkestans und ihre Beziehungen zur zentralasiatischen Fauna, Тр. Памир. эксп., VIII, 1931.

SOME PECULIARITIES OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND VARIATION OF PSITHYRUS RUPESTRIS F. IN CONNECTION WITH THE DISTRIBUTION AND VARIATION OF THE GENUS LAPIDARIOBOMBUS VOGT (HYMENOPTERA, APOIDEA)

by V. V. Popov

A biometrical study of an extensive material on Psithyrus rupestris in the collections of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR has shown that, contrary to Reinig's later opinion (1935, see also 1930), almost in the whole Eropean part of the Union with the exception of the extreme East there dwells an eastern form of P. rupestris orientalis. From the point of view of the host distribution connected with that of their parasites (P. rupestris rupestris by B. lapidarius and P. rupestris orientalis by B. sicheli), the above fact is of great interest, since it indicates that in Eastern Europe the light-coloured eastern parasite lives on the dark-coloured western host.

Investigations carried out on the evolution of the genus Lapidariobombus as well as on its endemic subgenus the parasite Psithyrus s.

str. showed that this parasitism ought to be considered as a secondary phenomenon caused by the influence of the glacial period together with the penetration into Europe of taiga dwellers B. sicheli and its parasite P. rupestris orientalis. The differently coloured parasite P. rupestris orientalis Reinig. has, consequently, forced out the parasite (P. rupestris rupestris. F.) coloured like the host from a considerable part of the area of the latter. From the standpoint of parasitic humble bee evolution this case seems to present a certain interest in showing: first, that more delicate connections between diverging forms coming under the so-called Müller and Fuhrmann's rule, depend after all on purely ecological causes (the absence or decrease of competition), and secondly, that in full contact with Reinig's views, a similarity between the parasite and its host does not play any rôle in the process of natural selection, for it is a manifestation of a common origin, of the same direction in the process of viriation and at last of the influence exerted by ecological, geographical, climatic and microclimatic factors.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ВЕС ГРУДНОЙ МУСКУЛАТУРЫ И КРЫЛЬЕВ ПТИЦЫ В СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ЕЕ ПОЛЕТА

Н. А. Гладков

Из Зоологического музея МГУ

В литературе, посвященной полету птиц, немало внимания было уделено при изучении всех факторов полета также и изучению грудной мускулатуры. Наиболее мощно развитым мускулом птицы является musculus pectoralis, вес которого, как принято считать, равен в среднем $^1/_6$ веса всего тела. Мощное развитие этого мускула составляет необходимое условие осуществления возможности полета. Поэтому вполне естественно ожидать, что большее или меньшее развитие грудной мускулатуры находится в самой тесной связи со способностью птицы к полету, т. е. относительное развитие ее может служить мерилом летных возможностей птицы. Однако произведенное разными авторами изучение относительного развития musc. pectoralis не подтвердило этой мысли. Многие авторы не пришли в своем исследовании к каким-либо определенным результатам, а некоторые (Гартингз, Уссе и Маньян, 9, Маньян, 13) сделали вывод, совершенно противоположный нашему первоначальному предположению. По мысли Гартинга, маленькое крыло птицы может быть до известной степени компенсировано относительно сильной грудной мускулатурой. При малом крыле для поддержания тела птицы в воздухе необходима бо́льшая частота взмахов и соответственно этому бо́льшая работа мышц. Уссе и Маньян, изучив на 206 экземплярах 70 видов птиц, пришли к положению, что птицы с большой несущей поверхностью имеют относительно малый musc. pectoralis, а у птиц с малой поверхностью крыльев вес musc. pectoralis относительно велик. Можно заключить отсюда, что ухудшение всех лётных свойств птицы вызывает одновременно большее развитие одного из факторов полета, а именно мускулатуры, и лишь вследствие этого птица с короткими крыльями и относительно малой их поверхностью еще сохраняет способность летать. Развитие грудной мускулатуры имеет, таким образом, компенсационный характер.

Иллюстрирую примером. Чайка-хохотунья имеет вес musc. pectoralis, составляющий 12,7% веса всего тела, а у фазана вес того же мускула 16,2%. Учтя, что крылья фазана значительно короче и относительно меньше, чем крылья чайки, что фазан вынужден к быстрым и сильным ударам крыла с большим углом взмаха, мы можем считать, что бо́льшее развитие грудной мускулатуры у фазана действительно имеет компенсационное значение.

Чтобы проверить это положение, я произвел сравнение относительного развития мускулатуры у 100 видов птиц на основании материалов, собранных мной во время экспедиции Зоологического музея МГУ в 1936 г. Исследовано 500 экземпляров и, кроме того, использованы некоторые мои старые материалы[1]. Сравнение при

[1] Определив вес одного musc. pectoralis, я умножал найденную величину на два и вычислял процент от веса тела. Подобным же образом я поступал и с musc. supracoracoideus. Для взвешивания крыла я перерезал плечевую кость с мускулатурой в

учете других факторов полета показало, что предложение об обратной связи между относительным развитием мускулатуры и способностью птиц к полету не подтверждается. В действительности мы имеем значительно более сложные отношения.

Обозрение моего материала в целом дало, как и следовало ожидать, запутанную картину. Однако можно наметить некоторые группы птиц, у которых при общем ухудшении всех лётных качеств компенсационного развития грудной мускулатуры не наблюдается,— это группы, приспособленные к движению в воде, по земле и т. д. У них может быть отмечено относительное уменьшение грудной мускулатуры при одновременном ухудшении способности к полету.

Так, оставляя пока в стороне чаек, хищников и некоторых других птиц, мы обнаружим, что наименьший относительный вес musc. pectoralis имеют болотные курочки и поганки. Основное средство передвижения первых (Porzana pusilla, P. porzana, Rallus aquaticus) бег по земле. Пробираясь на своих сильных ногах в густых зарослях тростника, они редко бывают вынуждены прибегать к полету. Неслучайно поэтому, что среди пастушковых встречаются формы, вполне утратившие способность к полету (Atlantisia и др.). Исследованные мной пастушковые имеют вес грудных мышц от 9 до 11% веса всего тела. У лысухи, которая приспособлена главным образом к жизни в воде, их вес 9,4%. У поганок, основное средство передвижения которых плавание и ныряние, musc. pectoralis весит от 9 до 10,4% веса тела. Грудная мускулатура нырковых уток более развита. Она составляет 16—18% веса тела, причем у савки, в наибольшей степени приспособленной к водной среде, этот процент всего ниже (12,3). Большая грудная мышца уток равна 19,5—21% веса тела и, наконец, переходя далее к куликам, имеем у них изучаемый индекс, равный 18—25%.

Идя в обратном порядке, от куликов, через уток и нырков к поганкам, мы имеем перед собой биоанатомический ряд птиц, все более приспособленных к воде как основной среде обитания. В этой же последовательности наблюдаем ухудшение всех лётных качеств птиц: увеличение удельного веса, возрастание нагрузок, уменьшение индекса размаха и т. д. Следовательно, в этом случае мы наблюдаем все бо́льшее приспособление птицы к жизни в воде, все бо́льшую утерю способности к полету и соответственно с этим уменьшение массы грудной мускулатуры и главным образом musc, pectoralis.

Обращаясь теперь к хищникам и чайкам, мы обнаружим, что эти наиболее приспособленные к воздушной среде птицы имеют относительно малую массу мышц, управляющих движением крыла. Так, у хищников (сокола[1] и болотный лунь) вес большой грудной мышцы равен 13—19% веса тела, а у чаек от 12 до 16%, т. е. у чаек он меньше, чем у нырковых уток.

При сопоставлении чаек и крачек с нырками выясняется целый ряд различий, связанных с тем, что первые в весьма высокой степени приспособлены к продвижению в воздухе, а утки и нырки приспособляются к водной среде, что связано с некоторыми потерями в искусстве летать (6). Правда, чайки составляют крайнее звено не в биоанатомическом ряду уток, а в ряду чайки — гагарки, крайнее звено которого с другого конца (Alca impennis), так же как и край-

---

месте выхода ее из мускулатуры туловища, т. е. взвешивал только машущую часть крыла. Умножив найденный вес на два, определял процент веса крыльев от веса всей птицы.

Все изучаемые отношения я вычислял для каждого экземпляра и затем брал их среднюю, никогда не прибегая к вычислению отношений осредненных величин.

[1] Имеются в виду мелкие сокола: чеглок, пустельга, кобчик.

нее звено ряда утки-поганки (Tachyeres и Nannopterum), вполне утратило способность летать.

В настоящее время известно, что полет чайки есть типичный пропеллирующий полет, причем подъем крыльев вверх происходит пассивно. Этот полет требует, согласно О. Лилиэнталю (12), примерно $^3/_4$, а в более благоприятных случаях всего лишь $^1/_4$ количества работы, необходимой для высотного полета. В связи с этим и мускулатура чайки может быть соответственно слабее развита, чем у птиц высотного полета. Типичными представителями птиц, летающих высотным полетом, как определяет его Р. Демолль (2), следует считать мелких воробьиных птиц. Для трех видов воробьев, разных овсянок и вьюрков мной установлено, что вес большой грудной мышцы составляет у разных видов от 16 до 24% веса тела.

Чтобы выявить, какие особенности организации чайки позволяют ей иметь более слабую летную мускулатуру, произведем сравнение ее с куликом. Так как один из существенных факторов полета — весовая нагрузка — зависит от величины птицы, я подобрал для сравнения птиц равного веса (табл. 1).

Таблица 1

	Вес в г	Отношение размаха крыльев: к длине птицы	Отношение размаха крыльев: к основному размеру	Площадь крыла в с.²	Нагрузка в гр (см²)	Удлинение	Вес в % от веса тела: m. pector.	Вес в % от веса тела: m. supracor.	Вес m. supracor. в % от веса m. pector.
Hydrochelidon nigra Черная крачка	59,9	2,37	12,5	173	0,18	413	15,8	1,4	9,94
Tringa glareola Фифи . .	61,2	1,85	8,21	90,4	0,34	233	23,2	3,3	14,03

При почти равном весе крачки и фифи имеется значительное различие в индексе размаха, которое сохраняет свое значение и в том случае, если отнести размах крыльев к основному размеру[1] птицы. Площадь крыла крачки больше, чем площадь крыла фифи, и в соответствии с этим весовая нагрузка у крачки меньше, чем у фифи. Удлинение у крачки значительно больше, чем у фифи. Таким образом, у крачки все факторы полета, за исключением грудной мускулатуры, выражены значительно лучше. Вес mus. pectoralis у фифи составляет 23,2% веса тела, а у крачки только 15,8%. Непропорционально слабее развит у крачки musc. supracoracoideus—главный из поднимающих крыло мускулов. Поэтому и соотношение в весе между мускулом поднимающим и мускулом опускающим крыло у крачки и кулика различно. Последнее обстоятельство, на мой взгляд, очень важно; мы вернемся к нему несколько позже.

Рассмотренные здесь различия имеют место и при сравнении всех исследованных мной чайковых (5 видов) куликами (19 видов), следовательно, эти различия не случайны.

Я не имею материала, чтобы судить об изменениях относительного развития грудной мускулатуры в пределах биоанатомического ряда птиц, ныряющих с помощью крыльев. Хотя при последовательном переходе от буревестников и чаек через гагарок к пингвинам мы и обнаруживаем все большую утерю способности летать, однако редукции мускулатуры может и не быть, так как крылья

[1] Под основным размером следует понимать длину туловища птицы от последнего шейного позвонка до свободного хвостового позвонка.

ныряющих птиц производят большую работу при движении под водой и, кроме того, во время полета в воздухе эти птицы, несомненно, тратят более энергии, чем использующие главным образом движения воздуха буревестники и крупные чайки.

Изучение относительного развития musc. pectoralis и musc. supracoracoideus приводит к поучительным результатам. У хищных птиц, чаек, также и у цапли последний мускул весьма мал. По весу он меньше $^1/_{10}$ musc. pectoralis, а у луня, кобчика и пустельги равен 4—5% веса этого мускула. Сильно развит musc. supracoracoideus у некоторых куликов. Так, у щеголя и большого улита его вес составляет 15—20% веса musc. pectoralis, у бекаса 17—18%. Еще больше это соотношение у горлицы (19, 1%). Таким образом, общее уменьшение массы грудной мускулатуры у чаек и хищников касается не только мышц, опускающих крыло, но в еще большей степени и мышц, поднимающих крыло, т. е. для поднятия крыла чаек требуется меньше работы, чем для поднятия крыла голубя или кулика. Поднятие крыла чайки происходит пассивно посредством опоры о воздух (см. Марей, 14).

Сопоставление чаек и болотных курочек показывает, что при сравнительно слабой мускулатуре, опускающей крыло (вес musc. pectoralis у болотных курочек 9—11% от веса тела, у чаек 12—17%), вес мускула, поднимающего крыло, у болотных курочек больше, а именно: у Rallus aquaticus—1,6%, Porzana pusilla—1,7%, Porzana porzana—2,1% от веса тела. Для чаек имеем следующие данные. Larus minutus—1,2%, L. fuscus cachinnans—1,1%, L. ridibundus—1,1%. В связи с этим соотношение в весе мускула, поднимающего крыло, и мускула, опускающего крыло, у болотных курочек значительно больше, чем у чаек. Величина этого соотношения почти та же, что мы имеем у некоторых куликов и у голубя. Так, курочка-крошка имеет вес musc. suracoideus, равный 18,6% веса musc. pectoralis, горлица—19,1%, а чайка-хохотунья—8—6%. У голубя, кулика и болотных курочек пассивного поднятия крыла посредством опоры о воздух, повидимому, не бывает. Мощное развитие musc. supracoracoideus показывает, что движение крыла вверх происходит за счет работы этого мускула.

У куриных птиц это соотношение выражено особенно большим числом. Вес большой грудной мышцы фазана равен 16,2% веса тела, у кеклика—15,6%, но musc. supracoracoideus у них максимальный из всех исследованных мною птиц (5% у фазана и 5,3% у кеклика). Поэтому и отношение веса musc. supracoracoideus к musc. pectoralis у них наибольшее, у фазана имеем 31,1%, у кеклика 34,3%. Известно, что у колибри musc. supracoracoideus составляет половину веса musc. pectoralis, хотя и последний также очень мощно развит [1]. Значительно развит мускул, опускающий крыло, у многих воробьиных, в особенности он велик у жаворонков. У Alauda arvensis—1,8% от веса тела, у Melanocorhypha leucoptera—2,1%. У ласточек этот мускул слабее (Riparia riparia—1%), также слаб он и у вороновых птиц (Pyrrhocorax pyrrhocorax—0,8%). У 32 исследованных мной воробьиных процент веса musc. supracoracoideus в весе musc. pectoralis колеблется от 6,8 (клушица) до 14,4 (оляпка).

Сравнение изменений массы грудной мускулатуры птиц в связи с изменениями других факторов полета показывает, что распространять на всех птиц положение Марея о пассивном поднятии крыла мы не можем. Повидимому, можно наметить предварительно две группы птиц. Первая группа охватывает птиц, имеющих длинные

---

[1] Мощное развитие как поднимающих, так и опускающих крыло мускулов следует считать характерным для птиц, пользующихся вибрационным полетом.

крылья и малую нагрузку[1]. Мускул, опускающий крыло, у них развит слабо, еще заметнее при сравнении с птицами другой группы недоразвитие поднимающего крыло мускула—musc. supracoracoideus. В эту группу отнесем прежде всего чаек и некоторых крупных хищных птиц. Установившийся полет этих птиц характеризуется малой амплитудой взмаха, пассивным поднятием крыла посредством опоры о воздух и максимальным использованием для создания подъемной силы движений воздуха. Принадлежащие к этой группе птицы в большей или меньшей степени используют во время полета парение. Наиболее характерными представителями этой группы будут типичные парители, как-то: альбатросы и гриф.

Другая группа птиц характеризуется мощным развитием грудной мускулатуры, которая тем сильнее, чем лучше летает, птица и тем слабее, чем больше птица приспособлена к продвижению в воде или по земле. Особенно бросается в глаза развитие musc. supracoracoideus. Птицы этой группы имеют также малый размах крыльев, величина которого даже у наиболее длиннокрылых птиц значительно уступает величине размаха чаек и соколов и сравнительно большую, иногда значительную, нагрузку крыла. Удары крыла часты, угол взмаха крыльев велик, подъем крыла происходит за счет мускульной силы. Полет у лучших летунов стремительный, преимущественно прямолинейный, у некоторых, наоборот, верткий. К этой группе относим куриных, водоплавающих (гуси мною не исследованы), болотных курочек, а из лучших летунов куликов и голубей (в том числе рябков). Сюда же должны быть отнесены колибри и многие другие птицы. Все эти птицы затрачивают на полет работу значительно большую, чем птицы первой группы.

Вполне возможно, что наиболее длиннокрылые кулики, как, например, Glareola, могут быть сближены с птицами первой группы: musc. supracoracoideus у них развит слабее, чем у других куликов, размах больше, нагрузки несколько меньше.

Таким образом, высказанное некоторыми авторами положение о компенсационном значении относительного развития грудной мускулатуры приобретает совершенно иное содержание. Маньян (13), говоривший об обратной связи между величиной крыла птицы и весом ее мускулатуры, называл большекрылых птиц со слабой грудной мускулатурой парящими (planeur), а птиц, с сильной мускулатурой и малой площадью крыльев гребущими (rameur). Первый термин—парители может быть условно отнесен к указанным мной птицам первой группы с длинным крылом и слабой мускулатурой, т. е. к чайкам, хищникам, цаплям и альбатросам. Под термин гребущие подходят все птицы второй группы. Их крылья короче, нагрузки больше, источник энергии полета лежит в собственной мускулатуре. Однако внутри этой группы наблюдаем полное соответствие между развитием мускулатуры и способностью птицы к полету, т. е. и положение о компенсационном развитии мускулатуры и положение о мускулатуре как показателе способности птиц к полету находят себе подтверждение, но в ограниченном смысле. Недостаточно четкое разграничение материала—источник неудач некоторых исследователей этого вопроса.

Для суждения об относительном развитии грудной мускулатуры птиц я пользовался сравнением их веса. Допустимо ли такое сравнение? Думаю, что в условиях первого приближения к решению вопроса вполне допустимо. Таким сравнением пользовались Марей,

---

[1] Так как весовая нагрузка зависит, помимо коэфициента пропорциональности крыла, также и от величины птицы, я в данном случае говорю о нагрузке малой сравнительно с птицами другой группы, но того же веса.

Гартинг, Бликс (1) и многие другие авторы, в недавнее время также и Маньян. Однако мы знаем некоторые различия в строении мускулатуры разных групп птиц. Прежде всего следует принять во внимание различие между белой и красной мускулатурой. Первая приспособлена к быстрым и сильным сокращениям, но скоро утомляется, теряя возможность производить работу. Птицы хлопающего полета, как, например, куриные, имеют белую мускулатуру, в особенности это касается musc. supracoracoideus. Птицы, полет которых длителен и связан с более редкими взмахами крыла, имеют красную мускулатуру. Это различие в строении и функциональном значении красной и белой мускулатуры не только не изменяет основных выводов моего исследования, но еще более подчеркивает и углубляет их. Легко представить, что куриные, нуждающиеся для осуществления полета в частых и сильных ударах крыла, потеряли бы способность летать при наличии у них вместо белой мускулатуры красной того же объема. Другие птицы, принадлежащие к тому же классу гребущих или скоростных птиц, имеют красную мускулатуру, соответственно мощно развитую[1].

Ф. Греббельс (7) считал необходимым различать мускулы, назначение которых держать крылья распростертыми, от мускулов, работа которых основана на сокращении. Однако это различие с нашей точки зрения нельзя считать принципиальным. Лётная мускулатура парящих птиц имеет меньшую массу не потому, что она имеет иное строение, чем мускулатура машущих птиц, но лишь потому, что для удержания крыла при парении требуется меньше работы, чем для махания крылом. М. Гильденмейстер (4) при исследовании парения птиц с физиологической точки зрения считал вполне правомерным допущение физиологического тождества грудной мускулатуры чаек и хищников и грудной мускулатуры голубя.

Существенное значение имеет то обстоятельство, что работа мышц, имеющих одинаковое строение, пропорциональна не весу мышцы, а ее поверхности или перпендикулярному сечению. Основываясь на этом, А. Пюттер (15) пришел в свое время к предположению, что крупные птицы при условии сохранения пропорциональности могут производить относительно меньшее количество работы, в связи с чем и переходят на парение. Таким образом, мы имеем перед собой два положения. Первое положение: целый ряд птиц, в том числе многие крупные птицы, летают пропеллирующим и парящим полетом, в связи с чем имеют относительно более слабую и меньшую по массе мускулатуру, чем гребущие птицы. Второе положение: птицы прибегают к пропеллирующему и затем парящему полету вследствие того, что мышцы не в состоянии (в условиях геометрического подобия) произвести то количество работы, которое необходимо для осуществления машущего полета крупной птицы.

Нет ли здесь противоречия? По-моему, противоречия здесь нет. Исходим из положения А. Пюттера. Крупная птица не может произвести необходимого для ее полета количества работы и переходит на парение или, как я сказал бы (5), сначала на пропеллирующий полет. Напомню, что для пропеллирующего полета надо всего около $^3/_4$ работы необходимой для высотного полета, а при более благоприятных профилях даже около $^1/_4$. Перейдя в связи с улучшением своих аэродинамических свойств на пропеллирующий полет и используя как источник энергии энергию движущегося воздуха,

---

[1] Вполне возможно, что различия в характере полета птиц первой и второй группы совпадут в основном с различиями, установленными Р. Демоллем (2) для птиц пропеллирующего и высотного полета, но отнесение всех птиц величиной со скворца и более крупных в группу пропеллирующих птиц не может быть признано верным. Демолль куликов и куриных не исследовал.

птица получает такие преимущества по сравнению с птицами высотного полета, что грудная мускулатура в ее прежнем объеме перестает быть необходимой. Все это только усиливает различия между двумя разделяемыми мной группами птиц: птицами, обладающими большим коэфициентом подъемной силы (planeur, по Маньяну), и птицами скоростными (rameur, по Маньяну). Уменьшение веса грудной мускулатуры может оказаться для птиц первой группы полезным в том отношении, что уменьшает вес птицы.

Так, у фифи вес musc. pectoralis и musc. supracoracoideus вместе составляют 26,5% веса тела, у чайки-хохотуньи этот процент равен 14. Представив себе чайку с тем же относительным развитием грудной мускулатуры, как и у куликов, мы получим увеличение веса птицы на 17%, т. е. на $^1/_6$ веса. Это увеличит весовую нагрузку также на $^1/_6$. Повидимому, мы можем заключить, что если известная степень развития мускулатуры не является необходимой для полета, то уменьшение ее массы оказывается полезным хотя бы для уменьшения нагрузки. Предел возможному уменьшению массы грудных мышц кладет необходимость выполнять работу удержания крыла при парении, работу при дыхании, а также необходимость значительной работы при взлете, посадке и при погоне за добычей.

В заключение этого раздела статьи надо остановится несколько подробнее на выводах Уссе и Маньяна (9). Изучив средние значения интересующих нас величин для 70 видов птиц, авторы получили обратную пропорциональность между относительным развитием мускулатуры и относительной величиной крыла. Как это согласуется с выводами моей статьи? Уссе и Маньян определяли относительную величину несущей поверхности, как отношении проекции летящей птицы к кубическому корню из квадрата ее веса, умноженному на коэфициент пропорциональности ($K^3 Q^2$). Это отношение не зависит от размеров птицы и аналогично в общем употребляемым разными авторами крыловым коэфициентам. Птицы всех размеров, но геометрически друг другу подобные, имеют одну и ту же величину относительной площади. Однако птицы маленьких размеров будут иметь при этом малую нагрузку, а большие птицы будут иметь большую нагрузку, т. е. при неизменном крыловом коэфициенте крыло больших птиц становится мало для несения непропорционально увеличившегося веса. Вычисления Уссе и Маньяна сглаживают указанные различия, и устанавливаемую ими пропорциональность следует считать результатом чисто искусственного вычисления. На деле работа Уссе и Маньяна устанавливает пропорциональность между относительным весом musc. pectoralis и крыловым коэфициентом, но не величиной крыла. Впрочем, и это положение еще требует проверки.

Сравнение птиц разных размеров можно провести, минуя сложные вычисления Уссе и Маньяна. Для этого достаточно для каждой птицы определить, какую весовую нагрузку будет она иметь при величине основного размера в 100 мм и при сохранении тех же пропорций. Сравнение перечисленных нагрузок заменяет сравнение крыловых коэфициентов, так как у птиц равного веса нагрузки зависят исключительно от величины крыла.

Изучение перечисленных нагрузок не подтвердило выводов Уссе и Маньяна полностью. В пределах групп кулики, чайки, хищники и цапли мы имеем прямую связь. Чем больше перечисленная нагрузка, т. е. чем меньше крыловой коэфициент, тем относительно больше масса грудных мускулов. Максимальную перечисленную нагрузку и максимальный вес musc. pectoralis имеют кулики. Здесь мы имеем совпадение с данными Уссе и Маньяна. Однако при сравнении куликов с утиными, поганками и болотными курочками обнаруживается,

что чем меньше крыло (чем больше перечисленная нагрузка), тем слабее и мускулатура.

Птицы, имеющие сильную грудную мускулатуру, часто и сильно машущие крыльями, имеют маленькие и легкие крылья. По своим материалам я определил колебания веса крыльев (в процентах от веса тела) от 4,7% у поганки (Podiceps nigricollis) до 21,7% у чеглока. Малый вес крыльев имеют, кроме поганок, болотные курочки, нырки (в особенности савка, индекс ее крыльев—4,9%), куриные. У уток и куликов вес крыльев больше и наиболее тяжелыми крыльями обладают чайки и хищники.

Таблица 2

Виды	В % от веса тела			% веса крыла в весе	Весовая нагрузка	Перечисл. силов. нагрузка
	Вес крыльев	Вес m. pector	Вес m. supracor.			
Podiceps nigricollis . . . . Поганка черношейная	4,7	10,38	1,16	46,9	1,24	0,072
Porzana porzana . . . . . . Погоныш	5,9	11,30	2,06	52,4	0,49	0,098
Phasianus colchicus mongolicus Фазан	6,9	16,18	5,00	47,3	1,18	0,074
Nyroca ferina . . . . Нырок красноголовый	7,5	17,6	2,24	45,06	1,47	0,098
Querquedula querquedula . Чирок трескунок	8,62	19,58	2,58	44,9	0,90	0,085
Sturnus vulgaris . . . . . . Скворец	9,24	18,84	1,92	49,24	0,32	0,067
Philomachus pugnax . . . . Турухтан	9,82	21,68	2,60	44,4	0,48	0,072
Strepiopelia turtur . . . . . Горлица	12,28	21,34	4,60	52,3	0,45	0,089
Pyrrhocorax pyrrhocorax . . Клушица	11,8	12,50	0,8	100,4	0,31	0,028
Larus fuscus cachinnans . . Чайка-хохотунья	16,04	12,7	1,10	129,2	0,46	0,026
Ardea cinerea . . . . Цапля серая	17,34	13,66	1,30	125,0	0,40	0,016
Circus aeruginosus . . . . . Лунь болотный	17,88	13,64	0,61	132,3	0,28	0,018

У первых восьми видов таблицы мы видим постепенное увеличение веса крыльев, идущее параллельно увеличению веса musc. pectoralis При этом соотношение в весе крыла и musc. pectoralis близко к $^1/_2$. После куликов и горлицы видим значительное уменьшение веса большой грузной мышцы, а вес крыльев становится больше от 100,4% у клушицы[1] до 132% у луня. Преобладание веса крыла над весом musc. pectoralis характеризует птиц планерного типа, птиц, имеющих большой коэфицент подъемной силы, а преобладание веса мускула над весом крыла и притом преобладание значительное характеризует скоростных птиц, птиц-„махателей“.

Вороновые птицы по этому признаку, так же как и по большинству других факторов полета, отличны от остальных воробьиных. Большинство вороновых следует сблизить с птицами планерного

[1] В таблице вес крыльев клушицы 11,8%, а вес musc. pectoralis 12,5% между тем вес крыльев в процентах от веса musc. pectoralis показан 100,4. Это не ошибка. При вычислении соотношения между весом крыльев мускулатуры я беру не средние значения этих величин, а вычисляю отношения для каждого экземпляра отдельно и затем вычисляю среднюю. Легко убедиться самому, что отношение средних величин не тождественно среднему отношению фактически измеренных величин

типа, в то время как другие воробьиные относятся к группе махателей.

Не следует думать, что изменение веса крылев идет параллельно изменению их площади. Ф. Греббельс[1] говорит о значении для веса крыльев пневматичности костей, причем пневматичность у разных видов птиц различна. По данным Г. Лилиэнталя (11), мы знаем, что парящие птицы имеют утолщенное крыло. Так, у фазана толщина крыла в плечевой области составляет всего $^1/_{20}$ его ширины, а у кондора $1:6^3/_4$, в области предплечья имеем у фазана 1:30, у кондора $1:8^1/_4$. Мои материалы также подтверждают, что вес крыла определяется не только его площадью, но и толщиной его переднего края и вообще развитием его скелетных частей. Кроме того, следует иметь в виду, что отношение между весом птицы и площадью ее крыльев связано также и с размерами птицы, а отношение между весом крыльев и весом ее тела от размеров птицы не зависит. Поэтому вопрос о весе крыльев имеет самостоятельное значение и не может быть сведен к вопросу о площади крыла.

При взмахе большими тяжёлыми крыльями должны иметь место значительные вертикальные перемещения центра тяжести птицы (17). Казалось бы, это ставит птиц с легкими крыльями в лучшее по отношению к полету положение, но птицам с тяжелыми крыльями свойственны редкие взмахи с незначительной амплитудой. Так, чайка в условиях установившегося полета делает 3—3,3 взмаха в секунду при амплитуде 70°. Это значительно уменьшает перемещения центра тяжести. Птицам с легкими крыльями свойственна большая амплитуда взмаха и частые удары крыла. Канарейка делает до 18 взмахов в секунду при амплитуде взмаха до 150°. Это увеличивает перемещения центра тяжести. Мы видим, таким образом, что вес крыла и интенсивность его взмаха тесно между собой связаны.

В недавнее время Шмейдлер (16) предложил формулу, согласно которой для приборов, летающих с помощью машущих крыльев, может быть принято следующее правило: чем больше отношение веса крыльев к весу фюзеляжа (в нашем случае к весу тела птицы), тем коэфициент полезного действия крыльев больше. Если это положение верно, то относительно тяжелые крылья чаек, соколов, цапель ставят их в положение, более выгодное, чем легкие крылья куликов и других „махателей".

В этом случае, следовательно, мы вновь видим, что птицы-„планеристы" имеют лучшие аэродинамические свойства и в связи с этим, очевидно, могут иметь сравнительно слабую мускулатуру. Для осуществления полета чайки необходима затрата меньшего количества работы, чем для птиц с аэродинамическими свойствами „махателя", как, например, для кулика. Тем не менее утверждать в качестве общего правила, что улучшение лётных свойств птицы связано с меньшим развитием ее мускулатуры и наоборот, мы не можем. В группе «махателей» уменьшение массы грудной мускулатуры идет в одном направлении с ухудшением всех лётных качеств птицы. Виды, приспособленные к продвижению в воде, имеют объем грудной мускулатуры меньший, чем у представителей другого типа полета. Так, у большой поганки вес musc. pectoralis равен 9% веса тела, а у чайки-хохотуньи 12,7%. Не приходится уже говорить о таких экстраординарных примерах, как птицы, утратившие способность летать.

Вкратце содержание этой статьи может быть сведено к следующим положениям:

---

[1] Работы Ф. Греббельса по этому вопросу, помещенной в Tagung der Deutsch. Physiol. Gesellsch. in Kiel, 1929, я не читал. Основные выводы автора известны мне из недавно вышедшей его книги Der Vogel (8).

1. Птицы с длинными крыльями, как-то: чайки, хищники (без ястребов), цапли, альбатросы и др., летают с помощью медленных взмахов крыла при малой амплитуде взмаха. Поднятие крыла у них происходит пассивно посредством опоры о воздух. Площадь крыла относительно велика. Все эти птицы обладают хорошими летными качествами (большим коэфициентом подъемной силы), для осуществления их полета требуется сравнительно небольшая работа, в связи с чем грудная мускулатура слабо развита. В особенности слабо развит мускул, поднимающий крыло musc. supracoracoideus. В качестве источника энергии для полета часто используется энергия движущегося воздуха. Максимальную работу musc. pectoralis и musc. supracoracoideus выполняют при взлете и погоне птицы за добычей.

2. Птицы с более короткими крыльями, большинство куликов, голуби, большая часть воробьиных и т. д. летают с быстрыми и сильными взмахами крыла. Амплитуда взмаха велика. Подъем крыла совершается всегда активно. Для осуществления такого полета необходима затрата большого количества работы, в связи с чем грудная мускулутура этих птиц развита значительно, в особенности сильно развит musc. supracoracoideus.

3. Так как птицы первой группы чайки и др. обладают лучшими летными свойствами, чем птицы второй группы (кулики и др.) мы, казалось бы, получаем право говорить о наличии обратной связи между относительным развитием грудной мускулатуры и другими факторами полета. Однако в пределах второй группы мы наблюдаем прямую связь: чем меньше крыло птицы, чем хуже она летает, тем и мускулатура ее меньше. У худших летунов второй группы поганки, пастушки в силу этого грудная мускулатура относительно меньше, чем у чаек, но отношение веса musc. pectoralis к площади крыльев у пастушков и поганок значительно больше, чем у равных им по весу представителей первой группы.

4. Вес крыльев птицы, выраженный в процентах от веса тела, возрастает от худших летунов к лучшим. Соотношение в весе крыльев и весе musc. pectoralis у птиц-„махателей“ близко к половине. У птиц первой группы хищников, чаек и цапель вес крыльев несколько, а иногда и значительно больше веса musc. pectoralis. Увеличение веса крыльев, повидимому, способствует увеличению их коэфициента полезного действия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Blix M., Beobachtungen und Bemerkungen über den Flug der Vögel, Zeitschrift f. Biol., Bd. XXI, N. F. III, München und Leipzig, 1885. 2. Demoll R., Die Flugbewegungen bei grossen und bei kleinen Vögeln, Zeitschr. f, Biol., Bd. 90, München 1930.— 3. Garting P., Observations sur l'étude relative des ailes et le poids des muscles pectoraux chez les animaux vertébrés volants, Arch. Néerlandaises, v. IV, 1869.—4. Gildenmeister M., Über den Einfluss des Rhythmus der Reise auf die Arbeitsleistung der Muskeln speziell der Vogelmuskeln, Pflug. Archiv. f. Physiol., Bd. 135, Berlin, 1910.—5. Гладков Н. А., О связи величины птицы с характером ее полета, Зоол. журн., т. XV, Москва, 1936.—6. Гладков Н. А., Сравнение особенностей ныряющих (поганки) и плавающих (чайки) птиц, Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. XVI, Москва, 1937.—7. Groebbels F., Der Bauplan des Vogels und das Flugproblem, Pflug. Archiv. f. Physiol., Bd. 212, Berlin, 1926.—8. Groebbels F., Der Vogel, Bd. I, Berlin, 1932.—9. Houssay F. et Magnan A., La surface alaire, le poids des muscles pectoraux et le régime alimentaire chez les oiseaux carinates, Comptes rendus d. séances de l'Académie d. Sciences, v. 153, Paris, 1911.—10. Legal E. u. Reichel P. Über die Beziehungen der Grösse der Flugmuskulatur sowie der Grösse und Form der Flügelfläche zum Flugvermögen und über die Aenderung dieser Beziehungen bei Aenderung des Körpergewichtes, Jahresbericht d. Schles. Gesellsch. f. vaterländische Kultur, 1879, Bd. 17, Breslau, 1880.—11. Lilienthal G., Der Einfluss der Flügelform auf die Flugart der Vögel, Sitzungsbericht d. Gesellsch. naturforsch. Freunde in Berlin, 1917.— 12. Лилиэнталь О., Полет птиц как основа искусства летать, СПБ, 1905 (перевод с немецкого).—13. Magnan M. A., De la variation en poids des muscles abaisseurs et

releveurs de l'aile suivant l'étendue de la surface alaire chez les oiseaux, Comptes rendus d. séances de l'Académie d. Sciences. v. 172, Paris, 1921.—14. Marey E., Le vol des oiseaux, Paris, 1890.– 15. Pütter A.. Die Leistungen der Vögel im Fluge, Die Naturwissenschaften, Bd. 2, 1914.—16. Schmeidler, Flugsport, 1935.—17. Strasser H., Über den Flug der Vögel, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss, Bd. XIX, 1885.

THE WEIGHT OF PECTORAL MUSCLES AND WINGS OF BIRDS IN CONNECTION WITH THE CHARACTER OF THEIR FLIGHT

by N. A. Gladkov

(from the zoological Museum, Moscow State University)

Summary

In this work an analysis of a relative development of the pectoralis and supracoracoideus mucsles in birds of different types of flight was performed. Birds endowed with the best aerodynamic properties as, for example, sea-gulls and predators (with the exception of hawks ctecipiter) have their pectoral muscles comparatively little developed. In gulls the weight of the two pectoral muscles is 12—15% of the whole body weight, in birds of prey it attains 13% — 19%. Birds of worse flying capacities with short wings, a larger relation of the body weight to the wing surface possess a better developed pectoral muscle. In snipes the index of pectoral muscles equals 18%—25%.

Birds with long wings, such as gulls, predators (hawks of the genus ctecipiter excepted), herons, albatroses, and others fly by means of slow wing-strokes of small amplitude. The raising of their wings takes place passively, by finding support in the air. The surface of the wing is rather large. All these birds show good flying capacities and comparatively little work is required for their flight, which results in their pectoral muscles being but slightly developed. This is particularly true of the muscle supracoracoideus, depressing the wing. As a resource of energy for flight, that of the moving air is often utilized. The pectoralis and supracoracoideus muscles fulfil their maximum work when the bird is ascending into the air or pursuing its prey.

Birds with shorter wings, most of snipes, pigeons, most of passerine, and others fly by means of swift, strong wing-strokes, whose amplitude is great. The lifting of the wing is always actively performed. The expenditure of a great deal of work is necessary for such kind of flight, due to which the pectoral muscles of those birds and especially the supracoracoides are strongly developed.

The presence in long-winged birds of comparatively weak pectoral muscles seems to indicate the existence of inverse correlation between the development of pectoral muscles and other factors of flight. When comparing, however, snipes, ducks and grebes, one may detect a direct correlation: the smaller a bird's wing is, the worse it flies, the less are its muscles developed. Grebes, whose flight is the weakest in this series, have their pectoral muscles relatively less developed than gulls.

The relation of pectoral muscle weight to the surface of wings in snipes, pigeons, ducks, pheasants, water rails and grebes is always higher than that of gulls, their equal in weight, and of other long-winged birds.

The weight of wings expressed in percentage of body weight is smaller in birds of a weaker flight and larger in those whose flight is stronger. The correlation between the weight of wings and that of pectoral muscles in snipes, ducks, grebes, etc., is near one half. In birds of prey, herons, sea-gulls, the weight of wings exceeds that of pectoral muscles. An increase in the weight of wings seems to heighten their efficiency.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ИЗУЧЕНИЕ ОСЕДЛОСТИ СИНИЦ (PARIDAE, AVES) МЕТОДОМ КОЛЬЦЕВАНИЯ

А. Н. Промптов и Е. В. Лукина

Из кафедры общей биологии II Московского мединститута.

I. ЦЕЛИ РАБОТЫ

Метод кольцевания птиц с успехом применим не только для изучения их перелетов (6, 13, 14, 15), но и для документального выяснения оседлости того или иного вида. Только кольцеванием было выяснено, что некоторые виды птиц, считавшиеся „оседлыми", на самом деле совершают сезонные передвижения. Таких фактов стало известно немало, и в настоящее время уже совершенно ясно, что лишь документально точные данные, т. е. нахождение окольцованных особей в данной местности в течение круглого года, могут доказывать подлинную оседлость того или иного вида птиц.

Среди так называемых „оседлых" птиц есть немало таких, у которых существуют сезонные кочевки, т. е. медленные продвижения без определенного направления. Эти кочевки могут происходить в сравнительно небольшой области или же распространяться шире, приобретая тогда характер перелетов. Так как при кочевках в пределах некоторой площади (ареала) особи данного вида нередко встречаются круглый год, то простым наблюдением совершенно невозможно выяснить, насколько интенсивно происходят эти кочевки, т. е. передвижение, перемешивание отдельных особей популяции. Только по колебаниям численности можно судить о происходящих в течение года переменах в плотности и составе популяции, а это лишь очень общие и неточные данные. Поэтому кольцевание так называемых „оседлых" или сезонно-кочующих видов представляет особый интерес. Это — один мотив постановки настоящей работы.

Вторым, не менее интересным обстоятельством является вопрос о причинах сезонных кочевок птиц. Они еще невыясненным образом как-то переплетаются с оседлостью и причины их еще далеко не изучены. Несомненно громадное значение экологических факторов, главным образом кормовых ресурсов и фенологии мест обитания (биотопов), характерных для данного вида, но детализация этих внешних агентов, вызывающих кочевки, еще очень не глубока; и, вследствие отставания такого рода экологической работы, существует и иной взгляд на природу кочевок. Он тесно связан с соответствующими же представлениями о причинах сезонных миграций у перелетных птиц. Предполагаются в значительной степени „внутренние причины стремления к перемене места" (Zugtrieb): периодичность в деятельности желез внутренней секреции (половых и др.), влияние гормонов и т. п. (11). С этой точки зрения у птицы в определенный сезон должно наступать какое-то, ничем непреодолимое „стремление" к перемене места, и птица ему следует, начиная перелет или кочевку, а вся внешняя сторона, экологические особенности жизни птицы, сезонные условия лишь „сопровождают" это физиологическое явление, выражающееся в передвижении. Кончается

или меняется такое состояние—прекращается и перелет (11). Конечно, у перелетной птицы в пору перелета физиологическое состояние иное, чем в другой сезон, но еще неизвестно, является ли оно причиной, а не следствием ее поведения.

Вопрос о внутренних факторах (Zugtrieb) по отношению к кочевкам можно поставить на экспериментальное разрешение в природе. Если сезонные кочевки также связаны с пробуждением у птицы Zugtrieb и являются лишь биологическим выражением ее особенного, характерного для данного периода года физиологического состояния (фазы), то внешние, экологические факторы, очевидно, не могут задержать птицу. Ее „внутреннее стремление" к перемене места всегда должно господствовать над ее поведением, и птица будет ему следовать безотносительно от экологических условий в той или иной местности.

Неверность и схематичность такого представления очевидны для каждого орнитолога, близко знакомого с жизнью птиц в природной обстановке. Тем не менее гипотезы такого рода существуют, и представляет существенный интерес показать, что сезонные кочевки определяются исключительно экологическими факторами, а не миграционной „фазой" годового цикла физиологических (гуморальных) состояний.

Если бы удалось задержать кочевки у нормально кочующих птиц на год или более, т. е. доказать подлинную оседлость их при подходящих благоприятных условиях (например, питания), то тем самым отпала бы гипотеза о господствующем значении физиологических циклов в сезонном поведении данного кочующего вида. Создание экспериментальной оседлости у видов птиц, обычно кочующих в течение нескольких месяцев, очень интересно именно в связи с вопросом о природе „перелетного стремления" (Zugtrieb). В этом — второй мотив постановки данной работы.

II. МАТЕРИАЛ, МЕСТО И МЕТОД РАБОТЫ

Для изучения поставленных выше вопросов очень удобны некоторые виды семейства синиц, особенно синица большая (Parus major L.), хохлатая (Lophöphanes cristatus L.) и серая гаичка или пухляк (Penthestes borealis S.—L.). Эти виды широко распространены в Европейской части СССР и с осени, после окончания гнездования и линьки, собираются в большие смешанные стаи, кочующие по лесам (29). Наиболее интенсивно кочевки происходят именно в осенние месяцы (сентябрь — октябрь), позднее же движение ослабляется, и зимой птицы, вероятно, держатся в некоторой более ограниченной территории.

Литературные данные по кольцеванию синиц отрывочны. Лучше других видов изучена большая синица. За границей этот вид кольцевали во многих странах (Германии, Венгрии, Голандии, Бельгии, Дании, Швеции, Норвегии и др.) и имеется уже около 400 возвратов колец (повторных выловов птиц), но все эти данные очень разрознены, кратковременны и не могут быть сведены в карту вследствие сравнительной незначительности расстояний между местами кольцевания и поимки. Известны лишь единичные случаи более далеких залетов (например, из Швейцарии на южный берег Франции или из Венгрии на юго-запад к берегам Дуная). Это еще не значит, конечно, что большие синицы в Западной Европе почти оседлы, так как есть указания, свидетельствующие и о разлете. Этот разлет происходит как будто особенно интенсивно у молодых особей. Шенк (12) в Венгрии произвел летом кольцевание молодых больших синиц и из сотни закольцованных особей на месте не было обнаружено ни одной. Старые же особи возвращаются на место кольцевания и на некоторое расстояние от него (12). Так, например, по наблюдениям Паулас (7), одна окольцованная большая синица гнездилась и зимовала 4 года подряд в одном и том же месте.

Гроте (3) производили кольцевание в 1912 - 1913 гг. в Финляндии, близ Териок. Из 31 окольцованных больших синиц 8 было выловлено там же повторно, причем некоторые были пойманы более чем через год после кольцевания. Это свидетельствует о том, что некоторые большие синицы в данной местности оседлы или же после периода кочевок возвращаются на старые места. Материал Губаря (4) больше, но работа велась лишь около двух месяцев (20.IX 9.XI.1928 г.). Кольцевание производилось в 70 км к юго-востоку от Новосибирска, в полосе березово-боровых лесов. Было окольцовано 164 особи, из которых 57 там же попадались в ловушки повторно (некоторые до

10 раз). С конца октября вылов окольцованных птиц заметно усилился. Автор делает вывод о том, что часть особей осталась на зиму в данном районе, а прочие откочевали. Однако короткий срок работы и полное отсутствие проверки состава зимней популяции обесценивают полученные данные. Несколько сводок Дергунова по кольцеванию синиц на станции юных натуралистов (1, 2) содержат лишь отдельные отрывочные данные.

На этом и ограничиваются опубликованные материалы по кольцеванию большой синицы. По хохлатой синице и серой гаичке сведений еще меньше. И тех, и других кольцевал Гроте (3), причем из 52 гаичек так же были вновь пойманы 29, а из 14 хохлатых синиц — 9. Для гаичек максимальный срок повторного вылова был 1 год 2 месяца, а для хохлатых синиц — 7 месяцев.

Хохлатые синицы и серые гаички (Penthestes borealis), несомненно, более „оседлы", чем большие синицы. Даже небольшие данные Гроте это подтверждают. Для сравнения с большой синицей эти два вида осенних кочевников были также взяты нами для кольцевания и наблюдения.

Работа производилась в Ленинградской области, в 60 км к югу от Ленинграда, близ ст. Вырица Витебской железной дороги. В ближайших окрестностях опытного участка много больших лесных площадей и лишь за последние годы вырубка и застройка дачами лесных кварталов идут более интенсивно, изменяя условия жизни птиц. Преобладающий тип растительности — смешанный елово-сосновый лес с примесью березы или осины и негустым подседом. Дуплистого сухостоя мало и это является неблагоприятным моментом для гнездования синиц. Почва сырая и в нескольких километрах от опытного участка есть кочковатые болота с чахлыми сосенками и березками, а также торфоразработки.

Метод работы заключался в следующем. На опытном участке (в саду близ дома) были размещены несколько „кормовых столиков" разного типа, на которые еще с лета ежедневно насыпалась прикормка — конопля, подсолнухи. Близ этих столиков и на них периодически производился отлов птиц. Птицам надевались кольца марки „Бюн Moskwa", полученные из Бюро кольцевания при комитете по заповедникам. Вновь пойманные, уже окольцованные птицы регистрировались и тотчас же выпускались. Кроме того, была применена система метки для облегчения наблюдений птиц между отловами. Кольца надевались на разные ноги, иногда по два (второе без номера), различным образом подстригался конец хвоста и т. п. Это позволяло отличать разные серии окольцованных синиц и даже некоторых особей без вылова, в бинокль. Но все изложенные ниже данные и даты относятся лишь к в ы л о в а м окольцованных особей, т. е. основаны на непосредственной п р о в е р к е н о м е р о в к о л е ц. Кроме регулярной прикормки, на участке имеется большое количество (более 50) скворечников и дуплянок для привлечения птиц на гнездовье. Ежегодно 1—2 пары закольцованных больших синиц гнездились на участке в искусственных дуплянках. Работа по кольцеванию и отлову закольцованных птиц была начата в июле 1935 г. и ведется до настоящего времени (апрель 1937 г.). За истекшие 1 год 8 месяцев было окольцовано 112 больших синиц, 24 хохлатых синицы и 22 серых гаички. Итого 158 особей[1]. Полученные данные по повторным (и многократным) выловам уже позволяют сделать определенные выводы в связи с поставленными выше вопросами и излагаются в настоящей статье.

III. ПОЛУЧЕННЫЕ ДАННЫЕ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Табл. 1, 2 и 3 содержат перечень всех особей, давших повторные или многократные выловы, т. е. экспериментально оседлых хотя бы и в течение короткого времени. Несколько птиц имеет „стаж" уже около 2 лет.

В таблицах приведены даты кольцевания и последнего вылова. Это не значит, что в промежутке между этими двумя сроками особь не наблюдалась совсем. Некоторые синицы давали за это время 10 и более выловов, так что их оседлость доказана с несомненностью. Это подтверждается и прямыми наблюдениями. Исключение составляют лишь летние месяцы (май—июль), когда птицы разлетались на гнездовья и прикормка фактически прерывалась, но их возврат уже в конце лета показывал, что гнездование было где-то поблизости.

Табл. 4 дает сводку длительности „стажа" по всему полученному материалу. Из нее можно видеть, что о к о л о п о л о в и н ы всех больших синиц (45%) держались на участке не менее 1 месяца и,

---

[1] Кроме того, производилось кольцевание и других видов воробьиных птиц. О некоторых из них сообщено ниже.

Таблица 1. Повторные выловы Parus major L.

№ п/п.	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова	№ п/п.	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова
1	55 117	6.XI.1935	22.III.1937	28	57 281	29.IX.1936	22.III.1937
2	55 124	10.XI.1935	22.III.1937	29	57 282	29.IX.1936	28.I.1937
3	55 125	10.XI.1935	22.III.1937	30	57 283	29.IX.1936	28.I.1937
4	55 134	28.VII.1935	28.XI.1935	31	57 285	29.IX.1936	28.III 1937
5	55 152	2.VIII.1935	28.X.1936	32	57 286	29.IX.1936	16.XII.1936
6	55 171	8.VIII.1935	22.III.1937	33	57 291	10.X.1936	22.III.1937
7	55 174	12.VIII.1935	21.III.1937	34	57 292	10.X.1936	28.I.1937
8	55 191	22.I.1936	21.III.1937	35	57 295	10.X.1936	22.III.1937
9	55 192	22.I.1936	22.III.1937	36	57 296	10.X.1936	22.III.1937
10	55 193	22.I.1936	29.X.1936	37	57 300	16.X.1936	7.XI.1936
11	55 195	22.I.1936	21.III.1937	38	58 002	28.X.1936	21.III.1937
12	57 201	24.I.1936	28.11.1936	39	58 003	28.X.1936	21.III.1937
13	57 202	24.I.1936	30.X.1936	40	58 004	28.X.1936	22.III.1937
14	57 206	29.I.1936	22.III.1937	41	58 005	28.X.1936	7 XI.1936
15	57 209	22.II.1936	16.XII.1936	42	58 007	29.X.1936	16.XII.1936
16	57 213	9.III.1936	VII.1936	43	58 008	30.X.1936	22.III.1937
17	57 217	12.IV.1936	21.III.1937	44	58 009	30.X.1936	16.XII.1936
18	57 240	31.VII.1936	28.X.1936	45	58 010	7.XI.1936	22.III.1937
19	57 242	4.VIII.1936	22.III.1937	46	58 011	7.XI.1936	16.XII.1936
20	57 248	6.VIII.1936	22.III.1937	47	58 015	7.XI.1936	28.I.1937
21	57 254	13.VIII.1936	10.X.1936	48	58 016	7.XI.1936	22.III.1937
22	57 258	13.VIII.1936	29.IX.1936	49	58 017	9.XI.1936	22.III.1937
23	57 273	10.IX.1936	21.III.1937	50	58 018	16.XI.1936	16.XII.1937
24	57 274	10.IX.1936	29.X.1936	51	58 020	16.XII.1936	12.I.1937
25	57 276	22.IX.1936	22.III.1937	52	58 022	16.XII.1936	28.I.1937
26	57 277	22.IX.1936	28.X.1936	53	58 026	28.I.1937	22.III.1937
27	57 278	22.IX.1936	28.X.1936				

Таблица 2. Повторные выловы Lophophanes cristatus Bris L.

№ п/п	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова	№ п/п	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова
1	55 101	13.VIII.1935	30.X.1936	12	57 225	17.VII.1936	8.VIII.1936
2	55 108	4.IX.1935	10.XI.1935	13	57 227	7.VII,1936	14.VIII.1936
3	55 131	28.VII.1935	21.III.1937	14	57 228	17.VII.1936	22.III.1937
4	55 138	30.VII 1935	30 X.1936	15	57 229	20.VII.1936	17.VIII.1936
5	55 145	1.VIII.1935	21.III.1937	16	57 236	28.VII.1936	30.X.1936
6	55 154	2.VIII.1935	4.IX.1936	17	57 237	28.VII.1936	21.III.1937
7	55 155	2.VIII.1935	10.IX.1936	18	57 239	4.VIII.1936	28.X.1936
8	55 156	2.VIII.1935	6.XI.1935	19	57 271	10.IX.1936	21.III.1937
9	55 157	2.VIII.1935	6.XI.1935	20	57 284	29.IX.1936	30.X.1936
10	55 172	9.VIII.1935	7.XI.1936	21	57 287	10.X,1936	16.XI.1936
11	57 224	17.VII.1936	30.X.1936	22	57 293	10.X.1936	28.I.1937

Таблица 3. Повторные выловы Penthestes atricap. borealis Sel

№ п/п	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова	№ п/п	№ кольца	Дата кольцевания	Дата последнего вылова
1	55 105	23.VIII.1935	21.III.1937	9	57 241	4.VIII.1936	16.XII.1936
2	55 112	6.XI.1935	21.III.1937	10	57 244	4.VIII.1936	22.III.1937
3	55 114	6.XI.1935	18.II.1936	11	57 251	9.VIII.1936	21.VIII.1936
4	55 115	6.XI.1935	21.III.1937	12	57 268	20.VIII.1936	21.III.1937
5	55 133	28.VII.1935	21.VIII 1935	13	57 269	20.VIII.1936	22.III.1937
6	55 136	29.VII.1935	23.VIII.1936	14	57 270	10.IX.1936	28.I.1937
7	57 210	22.II.1936	10.IV.1936	15	57 272	10.IX.1936	10.X.1936
8	57 235	3.VIII.1936	21.III.1937				

следовательно, в это время не испытывали никакого стремления к перекочевке. 10% всех окольцованных особей имели стаж не менее 1 года.

Хохлатые синицы дали наибольшую устойчивость, так как свыше 80% их держалось на опытном участке не менее 1 месяца и около трети всех (29%) жили больше года. Гаички дали также довольно высокий процент одномесячного стажа (64%), а „годовиков" было около трети всего количества.

Таблица 4

Виды:	Parus major L. (б. синица)	Lophophanes cristatus (хохлатая)	Penthestes borealis (гаичка)
Число окольцованных особей	112	24	22
Стаж:			
Не менее 1 г. 7 мес.	2 (2%)	2 (8%)	1 (5%)
„ „ 1 „ 4 „	5	2	3
„ „ 1 „ 2 „	9	4	3
„ „ 1 „	11 (10%)	7 (29%)	4 (18%)
Не менее 10 мес.	12	7	4
„ „ 7 „	16	9	8
„ „ 5 „	23	10	10
„ „ 3 „	36	16	11
„ „ 2 „	39	17	11
„ „ 1 „	51 (45%)	20 (83%)	14 (64%)
„ „ 10 дней	53 (49%)	22 (92%)	15 (68%)
Единичный вылов:	59 (51%)	2 (8%)	7 (32%)

В связи с этими общими данными следует сделать два замечания. Во-первых, все приводимые цифры являются минимальными, так как получены лишь путем отловов. Несомненно, что в действительности на участке имеется еще некоторое количество особей, не выловленных в последние отловы, и, следовательно, с неполно учтенным стажем. О некоторых из таких птиц есть прямые наблюдения, но до точной проверки номера их использовать нельзя.

Во-вторых, учет хохлатых синиц и гаичек производился настолько полно, что в первые же осенние месяцы вылавливались все неокольцованные „свежие" особи и далее всю зиму (1935, 1936, 1937) на участке были только окольцованные синицы этих видов. Лишь перед весной один-два раза залетали единичные особи гаичек, которые и закольцовывались.

Данные по большим синицам в этом отношении несколько отличаются. Это вид многочисленнее и в течение всей зимы на участке имеются несколько еще неокольцованных особей. Каждый отлов дает свежих птиц. Остались ли они невыловленными еще с осени или же прикочевали позднее, уже зимой, решить нельзя. Вероятно было и то, и другое.

В табл. 5 дана группировка птиц по длительности стажа. Особенный интерес представляет категория вернувшихся на участок после гнездового периода. Это, несомненно, птицы, гнездившиеся в ближайших окрестностях. Однажды удалось хорошо наблюдать и самое возвращение. 28.VI.1936 г. на участке появились две окольцованных

еще год назад (30.VII и 1.VIII.1935 г.) хохлатых синицы — самка № 55 138 и самец № 55 145 и вместе с ними пять молодых. Осенью эти молодые были также выловлены и закольцованы.

Таблица 5

Виды	Parus major L. (б. синица)	Lophophanes cristatus Briss. (хохлатая)	Penthestes borealis Sel.—L (гаичка)
Число окольцованных особей	112	24	22
Число особей с повторными games выловами	53 (49%)	22 (92%)	15 (68%)
Число особей, вернувшихся после гнездового сезона	14 из 37 (38%)	7 из 12	5 из 11
Число особей, живших на участке одну зиму	21 из 100 (21%)	9 из 24 (37%)	7 из 22 (32%)
Число особей, живших на участке две зимы	13 из 36 (36%)	2 из 12	3 из 11

Особи, продержавшиеся на участке две зимы, интересны тем, что для них уже замкнулся годовой цикл оседлости в данном районе. Для больших синиц мы получили в этом отношении очень высокий процент (36), свидетельствующий о достигнутой полной оседлости у этих особей. Данные осеннего возврата на участок окольцованных гаичек интересны тем, что этот вид не гнездится

Таблица 6

Parus major L. / Месяцы кольцевания	Июль	1—15.VIII	1.IX—15.X	15.X—15.XI	Декабрь—февраль	Март—апрель
Число окольцованных особей	11 (молодых)	16	23	28	26	4
Число не выловленных повторно	11	7	8	12	15	2
Держались всю зиму	0	5	8	11	8	—
Вернулись после гнездового периода	—	3 из 7	Нет материала	3 из 11	7 из 11	1
% оседлых: (с повторными выловами)	0	56	65	57	42	—

в близком соседстве с человеком, а имеет очень специфические гнездовые места—болотистые и лесистые берега рек с полусгнившим дуплистым сухостоем. Такие места есть лишь на расстоянии нескольких километров от опытного участка, и птицы, отлетая туда в начале весны, все же возвращаются после гнездования обратно (7 из 12), а не откочевывают в иных направлениях. В дальнейшем необходимо отыскать в окрестностях опытного участка гнездящихся окольцованных особей, особенно гаичек.

Таблица 7

Lophoph. cristatus / Месяцы кольцевания	Июль	Август	Сентябрь—октябрь	Ноябрь—декабрь
Число окольцованных особей	10 (молодых)	8	6	Не было
Число не выловленных повторно	1	0	1	—
Держались всю зиму	4	5	2	—
Вернулись после гнездового периода	2 из 2	5 из 7	—	—

Таблица 8

Penth. borealis / Месяцы кольцевания	Июль	Август	1.IX—15.X	15.X—15.XI	Февраль—апрель
Число окольцованных особей	2 молодых	12	2	4	2
Число не выловленных повторно	0	5	0	1	1
Держались всю зиму	1	5	1	3	—
Вернулись после гнездового периода	1	1	—	2	—

Большой интерес представляет вопрос о том, как себя ведут особи, окольцованные в разные месяцы года, особенно осенью, когда нормально синицы наиболее подвижны (период стайных кочевок). В табл. 6—8 материал сгруппирован по месяцам кольцевания. У большой синицы (табл. 6) мы прежде всего видим как будто некоторое подтверждение известного и из литературы явления разлета молодых птиц. Из 11 молодых, закольцованных в июле (частично еще на гнездах перед вылетом) ни об одной нет никаких сведений

(в последующие осенние и зимние месяцы не выловлена ни одна). Августовские птицы (16), среди которых были уже и старые, и молодые особи[1], дали некоторый процент оседлости, и он более или менее ровно сохранялся и позднее—осенью и зимой.

У хохлатых синиц и гаичек (табл. 7 и 8) осеннего разлета молодняка не наблюдается; так, июльские молодые особи почти все задержались на опытном участке. Последующие месяцы также дали ясные указания на установившуюся оседлость (ввиду малых цифр расчет в процентах неприменим). По зимним месяцам (декабрь—январь) материала нет, так как к этому времени все особи хохлатых синиц и гаичек, держащиеся на участке, бывали уже закольцованы.

Вопрос о причинах разлета (исчезновения) молодняка у больших синиц очень интересен, но еще совершенно не ясен. В нашей работе при условиях эксперимента возможно, что это происходило вследствие того, что молодые-слётки, питающиеся в июле всецело насекомыми, не имели времени привыкнуть к зерновой прикормке, несомненно задерживающей осенью откочевку, и ушли из окрестностей еще летом. Наблюдения над вылетом 9 из этих 11 молодых, выведшихся в скворечниках на опытном участке (от уже окольцованных родителей), показывают, что слётки сразу же уходят по деревьям довольно далеко от гнезда (и с участка) и туда уже не возвращаются. Один выводок в первый же день вылета ушел с родителями далеко вдоль берега реки. Через некоторое время родители вер-

Таблица 9

Виды	Parus major (б. синица)		Lophophanes cristatus (хохлатая)	Penthestes borealis (гаичка)
Общее число окольцованных особей	108[2]		24	22
Общее число выловленных 21—22.III.37	27 (25%)		5 (21%)	7 (32%)
Стаж:	Суммарно и в %	Врозь:		
Не менее 1 г. 7 мес.	28,6 (2 из 7)	2 из 7	2 из 9	1 из 5
„ 1 „ 4 „	27,7 (5 из 18)	3 из 11	—	2 из 3
„ 1 „ 2 „	28,6 (8 из 28)	3 из 10	—	—
„ 1 „	27,8 (10 из 36)	2 из 8	—	—
„ 10 мес.	Нет материала (лето 1936 г.)		—	—
„ 7 „	26,7 (12 из 45)	2 из 9	2 из 9	4 из 9
„ 5 „	25,0 (19 из 76)	7 из 31	1 из 4	—
„ 3 „	26,0 (26 из 100)	7 из 24	—	—
„ 2 „	—	—	—	—
„ 1 „	25,0 (27 из 108)	1 из 8	—	—

1 Различение их после линьки затруднительно.

2 Кроме того, 4 особи в этот вылов окольцованы заново и, следовательно, еще не могли быть приняты в расчет. Общее же число окольцованных—112.

нулись и приступили ко второму выводу в другом скворечнике (самец № 55125), а выводок их исчез бесследно. Возможно также, что так называемый „разлет“ молодняка, предполагаемый пока лишь на основании отсутствия возвратов колец, не существует на самом деле: смертность у синиц в первые месяцы жизни (именно осенью), несомненно, очень повышена, и большой процент закольцованного молодняка, может быть, просто погибает. Быть может, и упомянутые выше данные Шенка объясняются этим же. Вопрос открыт.

Таков материал, полученный к апрелю 1937 г. 21—22.III.1937 г. был произведен последний массовый отлов птиц. Результаты его представлены в табл. 9. Из нее видно, что в настоящее время на участке имеется 25% всех закольцованных больших синиц со стажем не менее 1 месяца. Около 10% держатся более года и, следовательно, имеют уже замкнутый годовой цикл экспериментальной оседлости. 7 особей живут две зимы.

Пять выловленных хохлатых синиц (21% из всех закольцованных) имеют стаж не менее 5 месяцев (зима 1936/37 г.), а две из них уже около 2 лет. Приблизительно таков же результат последнего вылова гаичек. Семь особей (32% из всех) имеют стаж не менее 7 месяцев, а три — более года, т. е. тоже замкнутые годовые циклы оседлости. Следует подчеркнуть, что в эту сводку не вошли особи, держащиеся на участке, но чисто случайно не выловленные в эту последнюю проверку, поэтому действительный процент оседлых птиц значительно выше, чем в табл. 9. На основании прямых наблюдений и предыдущей проверки (в январе 1937 г.) можно думать, что он выше по крайней мере вдвое.

За истекший период работы были получены некоторые данные по оседлости и других видов птиц. Всю зиму 1936/37 г. (с. 6.X) на участке держалась парочка бурых гаичек (Penthestes palustris L.), самец и самка (№№ 57 298 и 57 299). Этот вид синиц является редкостью для Ленинградской области. 16.III. 1937 г. на участке появился третий экземпляр, внесший раздоры в жизнь первой пары. Он был также закольцован (№ 58 056). Эти гаички, по облику и окраске очень близкие к серым, легко от них отличаются своим звонким голосом, повадками и держатся обособленно. Более 2 месяцев (29.I.1936—4.IV.1936) на участке держалась зеленая лазоревка (№ 57 205). Закольцованная в половине марта синица-московка наблюдалась в конце апреля в паре с другой, неокольцованной, затем обе исчезли.

Постоянные обитатели опытного участка — два поползня (самец и самка) имеют стаж 1 год 5 месяцев (№ 55 111) и 8 месяцев (№ 57 253).

Интересный факт получен со снегирем. Зимой 1936 г. (24.I) среди нескольких прочих был закольцован один самец (№ 55 200). Он держался в паре с закольцованной самкой до мая, затем исчез, но уже 17.VII вернулся с пятью молодыми. Последний его вылов — 21.III.1937 (стаж 1 год 2 месяца). Самка осенью также наблюдалась. 6 закольцованных снегирей держались зимой (январь—март) на участке около 2 месяцев. Кольцевание снегирей в более широком масштабе с целью выяснения смены или постоянства зимних и летних популяций начато с истекшей зимы (закольцовано более 50 экземпляров).

11 видов перелетных птиц (в том числе 22 горихвостки), закольцованные на участке осенью 1935 г., не дали до сих пор ни одного возврата.

IV. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Во время работы было произведено много интересных биологических наблюдений. Прежде всего регулярное внимание к птицам, держащимся на участке и отмеченным различными способами, выявило большую индивидуальность их. Помимо различий в голосах и повадках многих из них, обнаружилась неодинаковая доверчивость как к человеку, так и к ловушкам. В материале есть особи, попадавшиеся в ловушки при каждом отлове по нескольку раз (например, гаичка № 57 244), тогда как других удавалось вылавливать как редкость, несмотря на то, что они всегда вертелись тут же. Большие синицы в общем, несомненно, более осторожны к ловушкам и труднее в них идут, не скоро забывая свой последний вылов. Осторожность уже окольцованных особей и умение их ловко увертываться от поимки иногда буквально приводили к угрозе срыва всей работы, так как для очередного вылова и проверки окольцованных особей приходилось менять способы ловли, изобретать новые ловушки и т. п.

К обычным западням и хлопцам птицы очень скоро привыкли и не обращали на них никакого внимания, шмыгая совсем рядом. Большие синицы и поползень даже ухитрялись доставать приманку, не задевая палочки, схлопывающей западок. Только постоянная прикормка на кормовых столиках в самих западнях с прочно раскрытыми хлопцами позволила еще несколько раз выловить самых осторожных птиц, но вскоре же они научились различать настороженные западни от «фальшивых» и редко в этом ошибались. Пришлось применять и сеть, и другие хитрости. Последний отлов (в марте 1937 г.) был удачно произведен лишь благодаря «изобретению» нового типа ловушек (сетчатых рам с откидывающимися стенками), которые стояли на кормовых столиках предварительно целый месяц. С зоопсихологической точки зрения эти наблюдения очень интересны, так как ясно показывают, какой тонкости и сложности могут достигать условно рефлекторные «навыки» у птиц, живущих в природе при постоянной угрозе самых разнообразных опасностей.

Предвесеннее оживление среди птиц, живущих на участке, также очень интересно. В это время можно наблюдать образование пар (некоторые зарегистрированы с номерами птиц), драки самцов, их разнообразные напевы и т. п. Птицы, гнездящиеся на участке, остаются под постоянным наблюдением в течение всего лета. Среди скворечников есть несколько повешенных на стену чердака дома и устроенных так, что оттуда можно наблюдать за внутренностью скворечника через маленькое отверстие в стене. Наблюдения над окольцованными синицами, гнездившимися в таких скворечниках, проведены летом 1936—1937 г.

V. ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные и изложенные выше данные с достаточной убедительностью подтверждают как подлинную оседлость большей части популяции синиц изучавшегося участка, так и отсутствие у птиц какого-либо регулярно проявляющегося сезонного стремления к перемене места (перекочевке), независимого от экологических условий. Искусственно созданные благоприятные условия существования (подкормка и охрана) привели к полной годовой оседлости значительное число особей данной популяции, нормально кочующих в течение осенних и зимних месяцев. Единственный искусственный фактор—прикормка в голодные месяцы, уже оказывается достоточным для того, чтобы удержать этих полезных птиц в очень небольшом районе и на летнее время, что очень ценно в практическом отношении.

Работа продолжается далее, и в ближайший летний сезон должна дополниться новыми данными. В частности, необходимо летом произвести возможно большее кольцевание и особую метку молодых больших синиц для выяснения вопроса о предполагаемом „разлете" молодняка у этого вида. Предположено также провести опыты завоза оседлых особей с опытного участка на некоторое расстояние для выяснения их способности ориентировки и возврата на старое место. В литературе есть некоторые указания на такой возврат у синиц-гаичек (5).

Очень важно летом разыскать в окрестностях опытного участка гнезда (дупла) окольцованных особей. Это замкнет оставшуюся маленькую „брешь" в круглогодовом наблюдении за отдельными особями, а также даст материал для кольцевания молодняка от уже закольцованных родителей еще до его вылета с гнезд.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дергунов, Работа Бюро кольцевания при БЮН, Листки БЮН, № 9, 1926 и № 12, 1927.—2. Герке, К биоценологии синичных стай, Зоол. журнал, т. XI, в. 3—4, 1932. 3. Гроте, Некоторые результаты кольцевания птиц в южной Финляндии, Орнитологический вестник, т. VII, № 4, 1916.—4. Губарь, Кольцевание большой синицы, Листки БЮН, № 10, 1929.—5. Hampe, Verfrachtungsversuche mit Meisen. Der Vogelzug, VII Jahrg., H. I, 1936.—6. Lucanus, Die Rätsel des Vogelzuges, 9 Aufl, 1929.—7. Pawlas, Ueber die Beringung der Kohlmeisen, Kocsag, 3, 1930.—8. Промптов, Эволюционное значение миграций птиц, Зоол. журнал, т. XIII, в. 3, 1934.—9. Промптов, Птицы в природе, Учпедгиз, 1937.—10. Промптов, Сезонные пере-

лсты птиц, Биомедгиз (гот. к печзти .—11. Rowan, The riddle of migration. Baltimore USA, 1931.—12. Schenk, Aquila, 22, p. 323.—13. Schüz u Weigold, Atlas des Vogelzugs nach dem Beringungsergebnissen bei Paläarktischen Vögeln, Berlin 1931.—14. Thomson. Problems of Bird-migration. London, 1926.—15. Wachs, Die Wanderungen der Vögel, Ergebn. d. Biologie, Bd. I, 1926.

A STUDY OF SETTLEDNESS IN TITMICE (PARIDAE) BY THE METHOD OF BANDING

by A. N. Promptov and E. V. Lukina

Summary

1. The present work has been carried out on three wide-spread species of titmice—Parus major L., Lophophanes cristatus Briss and Penthestes borealis Sel. L.—for elucidating the nature of their autumnal wanderings and the degree of their settledness. It was decided to try and obtain in those birds an artificially induced settledness by means of creating favourable conditions (feeding and protection), i. e., to demonstrate, that their habitual wanderings depended exclusively upon external ecological factors (chiefly upon search for food), and not upon an internal „longing for a change of place".

2. The experimental plot was situated sixty kilometers south of Leningrad (Viritza) in a wooded country on the bank Oredezh river. On this plot a regular feeding of titmice was organised as well as their banding with rings Б. Ю. Н. Moskwa (Bureau of Bird-banding). During periodic catchings, banded birds were checked by the numbers of their rings.

3. In the course of this work, which lasted from July, 1935 till March, 1937, i. e., for twenty months, 158 specimens of the three above indicated species of titmice were banded as well as 100 birds of other species. A considerable number of banded titmice were regularly kept within the plot during autumnal and winter months. Ten per cent of all the banded Parus major L., twenty-nine per cent of Lophophanes cristatus Briss. and eighteen per cent of Pênthestes borealis S. L. did not migrate for over a year while a few specimens have remained under observation more than nineteen months.

4. Tables 1—3 comprise a list of all specimens subjected to repeated catchings and which belonged to the three species of titmice under study. The left date of the table shows the day of banding, the right one is the date of the last catching. Between these two dates nearly all the birds had their intermediate records. Table 4 represents a summing up of the terms of banded birds made experimentally non migrating. Table V gives data illustrating the permanence of residence in general. It shows that almost a half of all the banded Parus major (49%), 92% of Lophophanes cristatus and 68% of Penthestes borealis S. were repeatedly caught and, therefore, did not leave the plot for a certain time. Figures in table 5, given below those data, indicate the number of banded specimens (14, 7, 5) which returned to the experimental plot after nestling somewhere in its nearest neighbourhood, the number of birds having lived there one winter (21, 9, 7) and of those which stayed for two winters (13, 2, 3). Table 9 contains a general revisal of non-migrating banded birds, according to data from the catching (March 21-22, 1937).

5. The data on the banding of titmice in various months of the year (tables 6-8) indicate that even in autumn, i. e., at the time of natural wanderings, birds may be easily detained in one place by means of

creating favourable biological conditions (see the per cent of setlledness at the bottom of table 6). Data known in literature as to the dispersal of young Parus major (12, 13) seem to find confirmation, since eleven young biids, banded in July, 1936, disappeared for ever, while old specimens, banded in the autumn, still remained on the plot. However, the figures are as yet too insignificant to allow such a conclusion to be drawn, and the disappearance of young birds may find explanation in their increased rate of mortality.

6. The results of this work are quite sufficient to justify the assumption, that even in natural autumnal—winter wanderings of titmice, it is the ecological factors that are of primary importance and not an imperative physiological „longing for a change of place“, as some investigators of birds migrations have supposed.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О ГНЕЗДОВОМ ПЕРИОДЕ ПЕВЧЕГО ДРОЗДА (TURDUS ERICETORUM PHILOMELOS, BREHM)

В. М. Модестов

Из кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ

Мои наблюдения за гнездовьем певчего дрозда проводились летом 1936 г. в районе Звенигородской гидро-физиологической станции (Московской области). Гнезда, за которыми в июне—июле месяцах я проводил наблюдения, были главным образом гнездами второй кладки.

Выбор места. Характерным местом гнездовья певчего дрозда (Turdus ericetorum philomelos, Brehm) является смешанный лес с подлеском и кустарниками. Травянистый покров в месте выбора гнезда не имеет, очевидно, определенного значения. Все наблюдаемые мной гнезда были расположены в смешанном лесу, близко от опушки, на небольших деревьях, всегда в развалине, у самого ствола. Трудно определить какую бы то ни было закономерность в выборе дроздом определенных пород деревьев и деревьев определенной высоты. Мне приходилось наблюдать гнезда, низко расположенные (1,5—2 м) на орешнике, небольших елочках, сосенках, на кустах можжевельника, на черемухе, а также построенные довольно высоко (3—4—5 м) на елях и березах. К. Н. Благосклоновым в этом году было найдено гнездо на высоте 8 м, что надо считать очень редким случаем поселения этой птицы на такой высоте.

Гнезда певчего дрозда можно довольно часто найти близко от жилья человека. Колониальное селение наблюдать не приходилось. Все найденные мною гнезда были расположены друг от друга не ближе, чем на 400—500 м. Не все гнезда были хорошо укрыты в зелени.

Постройка гнезда. Работы по устройству гнезда включают в себя три стадии: 1) постройка, 2) „штукатурка", 3) просушка.

Основым материалом для гнезда служат лишайники, крупная трава, мелкие веточки, реже—сухой мох. Прежде всего стаскиваются и поспешно складываются в бесформенную кучу лишайники, собранные на деревьях. Первое время гнездо не имеет определенной формы—это большая куча лишайников и крупной травы, но потом прилетающие дрозды начинают придавать этой куче лишайников форму гнезда—делается основное углубление. При этом прилетевший с пучком лишайников во рту дрозд задерживается в гнезде дольше обыкновенного. В этом случае в строящемся гнезде наблюдалась сильная возня, дрозд ворочался и раздвигал грудью и боками лишайники в разные стороны, вертелся, делая углубление. При этом большое количество уже натасканного лишайника падало на землю. За этим занятием я заставал обыкновенно самку. Форма гнезда начинает вырисовываться—углубление сделано, устанавливаются границы стенок. В это время в гнездо вплетаются первые сухие веточки. Работа производится обоими супругами в равной степени и довольно быстро, без изменений утром, днем и вечером. Материалы для постройки берутся где-то поблизости и прилеты в гнездо до-

вольно часты—через 4—5 минут. Для этой стадии работы можно установить среднюю цифру 13 прилетов в час.

Эта дружная работа по строительству начинается очень рано, с песней зорянки, и кончается с наступлением темноты. Особых перерывов в работе я не наблюдал. Иногда только кто-нибудь из супругов задерживался с прилетом более чем на 4—5 минут и не прилетал к гнезду 8—10 минут. Очевидно, это время использовалось на кормление.

Певчий дрозд, будучи довольно крупной птицей, таскает в гнездо иногда очень длинные соломины и ветки. Ночуют дрозды близко от гнезда, обыкновенно на соседних деревьях. Проходя поздно ночью около строящегося гнезда, я слышал их слабый переговор—характерные тсе-тсе-ти-ти—самки и снегиревое дзю-дзю—самца, метрах в 30—40 от места постройки.

Во время постройки гнезда певчий дрозд очень осторожен. Иногда бывает достаточным подойти близко к гнезду на глазах кого-либо из супругов, чтобы гнездо было брошено. Со стороны строителей я не замечал попытки защищать свою постройку. Испуганный дрозд молча улетает далеко от гнезда и довольно долго не прилетает обратно. Иногда пара совсем не возвращается к гнезду. Работы по постройке гнезда занимают $2^1/_2$—3 суток. После этого сейчас же начинается „штукатурка". „Штукатурке" подвергается вся внутренность гнезда. Материалом служит древесная труха, глина и темная земля. Я находил гнезда с внутренностью, вымазанной глиной ярко-рыжего цвета, гнезда, заштукатуренные гнилушками, смоченными слюной; эти гнезда были самых разнообразных оттенков—от бурых до пепельносерых, похожих на цвет осиного гнезда. Попадались гнезда, вымазанные внутри черной грязью, перемешанной с довольно крупными гнилушками. Из найденных мной гнезд гнезда первой кладки были более тщательно отделаны внутри, гнезда второй кладки отличались большей неряшливостью отделки. На отлеты за материалом для штукатурки тратится значительно больше времени, чем по строительству гнезда. Среднее количество прилетов в час здесь равно 8. Отлучки наиболее продолжительны. Возможно, что здесь играет роль расстояние до места нахождения штукатурных материалов. В гнезде и самец, и самка при обеих работах находятся очень короткое время—1—3 минуты. Количество влаги в слое штукатурки бывает иногда очень большое; можно наблюдать, как со стенок гнезда внутрь стекает жидкая грязь. Очевидно, обильно добавляется вода. Штукатурка занимает около $1^1/_2$ суток. По окончании штукатурных работ (обыкновенно вечером) гнездо оставляется на сутки для просушки. За это время оба супруга не прилетают к гнезду, но находятся так же близко от гнезда, как и прежде. На следующее утро обыкновенно в просохшее гнездо откладывается первое яйцо. Как исключение мне пришлось наблюдать утреннюю кладку первого яйца в еще непросохшее, с темными мокрыми пятнами внутри гнездо. В этот же день я был свидетелем достройки (штукатурки) этого гнезда уже после того, как самка отложила первое яйцо.

К л а д к а. Вторая кладка певчего дрозда состоит обыкновенно из 4—5 яиц, тогда как в гнездах первой кладки часто можно встретить 6—7 яиц. Яйца откладываются по одному в день. При этом самка некоторое время сидит в гнезде (2—3 часа), после чего улетает до вечера, совершенно не навещая гнезда. Вечером же, часов с 8—9, я всегда находил самку в гнезде, где она и проводит всю ночь. Утром она улетала на некоторое время. По моим наблюдениям, наибольшее количество яиц было отложено в промежутке между 8-ю и 11-ю часами. Одно яйцо было отложено рано утром,

в 4 часа 30 минут; в 22 часа предыдущего дня я этого яйца не видел.

В одном гнезде можно найти яйца, очень сильно различающиеся одно от другого по форме и величине. Разницу в окраске мне приходилось наблюдать только в разных гнездах. В пределах одного гнезда вариации окраски я не замечал.

Высиживание. Насиживает яйца исключительно самка. Процесс насиживания происходит очень неравномерно: в первые дни самка сидит на яйцах незначительное время. Отлеты ее из гнезда довольно продолжительны, иногда по часу, по два. Ночью самка всегда находится в гнезде. Во время насиживания к сидящей в гнезде самке можно подойти вплотную; она сидит почти неподвижно, очень редко переворачиваясь и как бы удобнее усаживаясь на яйцах, переворачивая их иногда клювом. Если самку спугнуть, она не вылетит сейчас же, а тихо, незаметно соскользнет с гнезда, пробежит 2—3 м по ближайшим сучьям и лишь потом только взлетает, как бы не из гнезда. При приближении человека к гнезду самка только заметно нервничает, перепрыгивает с сучка на сучок, щелкая клювом и издавая слабые ти-ти-ти... Очень часто при этом самка надолго улетает. Самца в таких случаях мне не приходилось наблюдать.

Отлучки самки в первые 3—4 дня насиживания довольно продолжительны.

Затем с каждым днем насиживание становится все более интенсивным. Отлучки от гнезда делаются реже и на более короткий срок. В эти отлучки самка кормится. Последние два-три дня насиживания и первые 2—3 дня с момента появления птенцов самка находится в гнезде почти неотлучно, очень редко улетая только на 3 - 4 минуты покормиться.

Самец в процессе насиживания яиц и кормления самки никакого участия не принимает. Птенцы выводятся на 11—12-й день с момента отложения яиц. Интересно отметить явление непоследовательности в порядке проклевывания птенцами яиц. Яйца, откладываемые ежедневно самкой, я отмечал тушью как № 1, 2, 3, 4 и 5. Через 11 дней вылупился птенец не из яйца № 1, как я предполагал, а из яйца № 2. Это было в 5 часов утра. Вечером того же дня, в 18 часов 30 минут, вылупился птенец из яйца № 1, проклюнутого уже утром в 7 часов. Потом вылупление пошло по порядку: № 3, 4, и 5. В другом гнезде вылупление началось с яйца № 3 и лишь в одном гнезде по порядку: № 1, 2, 3 и 4.

Выведение птенца начинается с проклевывания небольшого отверстия в яйце. Этому предшествует слабый писк, доносящийся из яйца. Затем отверстие расширяется и в него просовывается головка птенца, торчащая таким образом довольно долго. Хрупкая скорлупка вскоре проламывается и птенец совершенно свободен. Только что вылупившийся из яйца птенец совершенно голый, за исключением нескольких длинных пушинок на голове и спинке, мокрый, окровавленный с нередко прилипшей к телу скорлупкой.

Порядок и чистота в гнезде скоро восстанавливаются: птенец просыхает, а скорлупки выносятся из гнезда в клюве самкой. В одном гнезде, за которым я вел наблюдения, было вынесено даже целое, но сильно раздавленное, очевидно, самкой, яйцо, из которого должен был вылупиться птенец. Это яйцо лежало более суток раздавленным.

Процесс проклевки птенцов занимает иногда 3—4 суток. С момента появления в гнезде птенцов песнь самца прекращается. Поведение родителей с этого момента резко меняется — дрозды яростно защищают выводок. Самка буквально бросается на подходящего к

гнезду, задевая крыльями, а иногда направляет на него экскременты. При этом она кричит ти-ти-ти и громко щелкает клювом, перелетая с ветки на ветку, а иногда садится около самого гнезда. Она сильно растопыривает свое оперение и кажется в это время очень крупной. Самец ведет себя более осторожно, держась в отдалении, откуда слышно его взволнованное дзю-дзю...

Выкармливание. В первые два дня с момента вылупления птенцов я не замечал какого-либо кормления родителями. В это время самка наиболее постоянно сидит в гнезде, обогревая птенцов. Затем, с третьего дня (с момента вылупления первого птенца), оба родителя начинают таскать птенцам мелкий корм, преимущественно состоящий из насекомых и мелких червяков. Правда, это кормление происходит еще довольно вяло — в 2 часа делается 6—7 прилетов. Следует отметить, что в отсутствие самки, когда она кормится, приносит корм самец. Продолжительность отлучек самки 5–10 минут. Днем количество отлетов за кормом чуть ниже утреннего. С каждым днем кормление становится все более частым. Кормят оба родителя в равной степени. Иногда они прилетают с кормом к гнезду сразу оба. На 11-й день выкармливания (см. рис. 1) количество прилетов с кормом равно 38 в 2 часа. Продолжительность отлучек сократилась до 3—4 минут. Приносимый корм заметно укрупнился. Я несколько раз замечал в клювах родителей довольно крупных земляных червей и кивсяков.

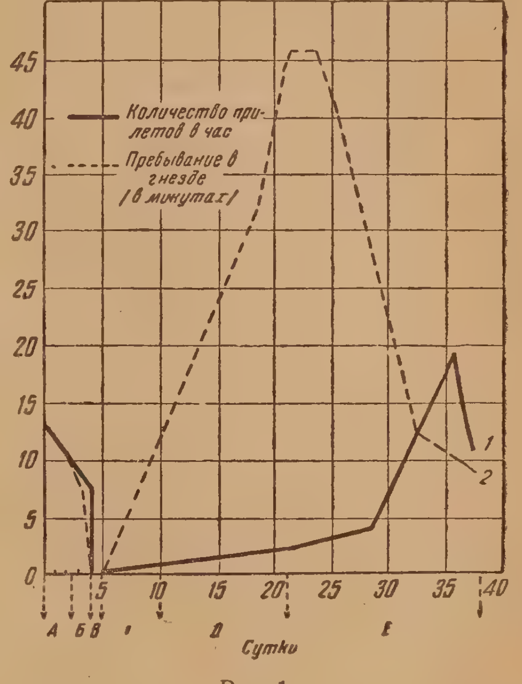


Рис. 1

Во время выкармливания интересно проследить за изменениями, происходящими с птенцами.

Резко изменяется температура, вес и оперение молодых. К сожалению, мне не удалось установить температуры птенцов в первый день вылупления из яйца, а также и их веса. Голенькие тела птенцов в первый день холодны, точно у мертвых. На 4-й день вес птенцов колебался от 21,9 до 23,8 г (в гнезде, где проклевка произошла в течение $1^1/_2$ суток). Температура их была очень низкая—24,5°.

Вот ход этих изменений:

5.VII.1936 г. (четвертый день с момента вылупления). Вес 23,8 г, температура 24,5°; длина махов 1 см, кисточки опахала 0,2 см.

7.VII.1936 г. (шестой день). Вес 31,4 г, температура 28,6°; длина махов 2,3 см; длина кисточки опахала 0,5 см.

13.VII.1936 г. (двенадцатый день). Вес 42 г, температура 39,5°; температура гнезда 39°; длина махов 3,6 см (с опахалами); длина кисточки опахала 1 см.

16.VII.1936 г. (пятнадцатый день). Вес 48,3 г, температура 40,1°; температура гнезда 39,5°; длина махов 5,6 см; длина кисточки опахала 3,5 см.

17.VII.1936 г. (день вылета). Вес 50,1 г., температура 40,3° длина махов 5,8 см, длина кисточки опахала 3,8 см, длина рулевых 1,5 см.

Рост оперения начинается со спины (оперение других частей тела отстает). Спина оперяется быстро и более густо (только она подвержена холоду, в то время как брюшко и бока при нахождении птенцов в гнезде прикрыты). На 4—5-й день у птенцов начинают открываться глаза в виде щели. Полностью открываются они до округлой формы лишь на 6—7-й день. В гнезде можно наблюдать одновременно птенцов с открытыми глазами и птенцов, у которых лишь маленькая щелочка на месте глаз. Желтизна разреза рта остается до вылета.

Частота числа кормлений остается почти до самого вылета птенцов в размере 19—21 прилета в час. В день вылета я заметил резкий упадок в суточном цикле кормления. Родители стали кормить гораздо реже. Птенцы очень крупные еле умещались в гнезде и лежали тихо, спинками сравнявшись друг с другом, при моем приближении к гнезду они открывали рты.

Кормление в последние дни происходит таким темпом:

13.VII. 1936 г. утро

	Прилет	Отлет	
Ввиду темноты в лесу не было возможности установить пола птицы, таскающей корм	3.26	3.27	
	3.31	3.31	
	3.34	3.35	
	3.42	3.42	
	3.48	3.49	
	3.52	3.52	
	3.54 Самец, самка	3.55	
		3.56	
		4.01	Самец, самка спугнута неосторожным движением
	4.01	4.06	
	4.05 Самец	4.08	
	4.08 „	4.13 Самка	
	4.12 Самка	4.15 Самец	
	4.15 Самец	4.21 „	
	4.21 „	4.23 Самка	
	4.29 „	4.29 Самец	
	4.30 Самка	4.31 „	
	4.35 Самец, самка	4.35 Самка	

Ночью самка находится в гнезде. Вылет ее за первым кормом для птенцов бывает очень рано, в 3 часа—3 часа 20 минут утра.

В таком быстром темпе родители кормят своих птенцов до темноты, не сбавляя этих темпов. Выкармливание происходит 14—15—16 дней.

Вылет птенцов. Еще за день, за два до вылета я заметил в поведении птенцов большую оживленность. Были случаи, когда кто-нибудь из птенцов вскакивал на край гнезда, а раз даже один птенец совсем выскочил из гнезда на землю. В этом случаи родители очень волновались. Около вылетевшего птенца самка долго и сильно кричала, а потом, перестав носить корм в гнездо, начала кормить вылетевшего. Птенцов в гнезде кормил самец. Я также был свидетелем досрочного вылета птенцов из гнезда. Виновницей этого происшествия была сойка, прилетевшая к гнезду. Птенцы, испугавшись сойки, вылетели все сразу, что привело их родителей в большое волнение.

После этого я два дня видел обоих родителей, кормящих своих птенцов недалеко от гнезда—метрах в 60—80. При нормальной обстановке птенцы вылетают не сразу. В таких случаях кормление происходит и вылетевших (на земле), и оставшихся (в гнезде).

Кочевка после вылета. Птенцы покидают гнездо еще очень беспомощными, почти не умеющими летать (рули и махи очень коротки) и совершенно не умеющими самостоятельно кормиться. Оба родителя усиленно кормят птенцов, вкладывая в их разинутые рты пищу, которую они тут же достают. Такая кормящаяся семья совер-

шает кочевки в поисках пищи. Я находил дроздов в самых разных местах леса в пределе до 500 м от гнезда. Птенцы неуклюже летали вслед за зовущей их матерью. Самец находился тут же и принимал активное участие в кормлении. На 3—4-й день я обычно терял своих дроздов и мои наблюдения на этом заканчивались. Очевидно, кочевки дроздов в послевылетный период охватывают и более отдаленные места смешанного леса. Хорошо летающих молодых певчих дроздов я встречал поодиночно. Они самостоятельно кормились и были пугливы.

В покинутое гнездо дрозды не возвращаются на ночь, что иногда бывает у некоторых других птиц. Вылетевшие из гнезда молодые довольно худы и в течение долгого времени почти не прибавляются в весе. 0 августа 1936 года я убил молодого певчего дрозда, который весил лишь 52,3 г, 30 августа—53,6 г и 11 сентября—54,2 г.

Заканчивая изложение своих наблюдений, привожу рисунок, показывающий общую динамику гнездового периода певчего дрозда. Этот рисунок приблизительно, но наглядно показывает все процессы гнездовья и суточные циклы поведения родителей. Период заботы о потомстве до вылета из гнезда, таким образом, охватывает 36—37 дней. К этому надо прибавить еще время кормления уже вылетевших птенцов. Все эти сроки вариируют у разных семей.

CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY OF NESTING OF THE SONG-THRUSH (TURDUS ERICETORUM PHILOMELOS BREHM)

by *V. M. Modestov*

Summary

In the summer of 1936, the writer carried out observations on the biology of nesting of the song-thrush, principally during the second egg-laying period, in mixed woods near the Zvenigorod Hydro-physiological Station in the Moscow district.

The following details of the above indicated period were noted: the first moment of nest-building, the plastering of the nest, its drying up, egg-laying, brooding, hatching of the young, their growth, the gradual development of feathering and feeding.

The duration of the whole nesting period up to the time when the young birds fly out of the nest covers 36—37 days. Separate moments of this period are shown on the accompanying graph.

Temperature changes of the young are to be particularly noted. When the parents left the nest the temperature of their bodies was +24.5°C on the 4th day, +28.6°C on the 6th day, +39.5°C on the 12th, and +39.5°C on the 15th day.

ПИТАНИЕ СЕРОЙ ВОРОНЫ (CORVUS CORNIX L.)

Л. Г. Динесман и В. В. Кучерук

Хозяйственное значение вороны, птицы, встречающейся в большом числе и широко распространенной, до сих пор слабо изучено. Изучение питания, которое могло бы осветить хозяйственное значение вороны, усложняется тем, что она всеядная птица с ясно выраженными сезонными и годовыми сменами основных кормов. Поэтому хотя и имеется ряд работ, проводившихся на территории СССР (Асписов, 1932, Пачосский, 1909), авторы которых изучали питание вороны путем анализа желудков и погадок, но недостаточное число данных и отсутствие необходимого материала по некоторым периодам года не позволяют говорить о питании и значении вороны в течение всех периодов года.

Наиболее полная и интересная работа Асписова содержит некоторые методические ошибки. Так, например, в ней объединяются данные по питанию вороны за 3 года, вследствие чего выводы по питанию вороны сделаны без учета конкретной обстановки, в которой оно происходило в каждый из этих годов. Эта ошибка не позволяет дать правильную оценку роли различных кормов в питании этого вида, являющегося эврифагом.

Материалом для нашей работы послужили 5 856 погадок вороны (Corvus cornix L.), собранные за время с сентября 1934 г. до июля 1936 г. включительно. Собранные нами погадки распределялись по времени и местам сбора следующим образом.

Таблица 1

Дата сбора	Число погадок	Пункт сбора	Место сбора
Сентябрь—октябрь 1934 г.	44	Кунцевский район Московской области	Поля-места кормежки
Февраль 1935 г.	750	Москва, Московский зоопарк	Под деревьями-местами ночлега
Апрель—май 1935 г.	2594	Москва парк Тимирязевской сельскохозяйственной академии	На гнездовой территории
Август 1935 г.	2438	Завидовский район Калининской области	На отмели Волги
Июль 1936 г.	30	Ржевский район Западной области	Под деревьями-местами ночлега

Расстояние между крайними пунктами сбора погадок с севера на юг 100 км, с востока на запад 200 км. Как видно из приведенного материала, количественно он крайне неоднороден и поэтому, не рассматривая роли различных кормов в общем питании вороны, переходим к изложению результатов анализа, собранных за разные сроки погадок.

Прежде чем приступить к изложению наших данных о питании этого вида, рассмотрим состояние кормовой базы вороны за период работы. В 1933/34 г. в средней полосе Европейской части СССР

наблюдалось резкое увеличение численности („массовое размножение") мышевидных грызунов, причем осенью 1934 г. численность их начала сокращаться. Однако они пережили зиму еще в довольно большом количестве. По нашим наблюдениям, близ Москвы на начало марта 1935 г. плотность грызунов достигала 200 экземпляров на 1 га (Кучерук, Кротов, Рюмин, Соколов, 1935). В течение следующих $1^1/_2$ месяцев (март—апрель) численность их упала до минимума, и плотность сократилась в среднем до 1 зверька на 1 га. 1935 и 1936 гг. были годами очень низкой плотности мышевидных, и последние сохранились лишь в стациях переживания. Массового размножение каких-либо видов крупных насекомых за перечисленные годы в местах нашей работы не было.

Сентябрь—октябрь 1934 г. Близ села Федосино, Кунцевского района Московской области. Погадки собирались на местах кормежки ворон под телеграфными столбами и стогами сена. Охотничий район ворон обнимал скошенные клеверные поля, ржаные, овсяные поля, озимую рожь и село Федосино с его огородами. Вороны не отлетали далеко от села и держались преимущественно на клеверных полях и на свежей озими.

Таблица 2

Вид пищи	Число встреч	%
Muridae	44	100
Из них:		
Microtus arvalis	41	93,2
Arvicola amphibius	1	2,2
Жуки (Coleoptera)	4	9
Семена сельскохозяйственных растений (рожь, овес)	16	35,1
Семена рябины	2	4,5
Остатки с помойки	2	4,5

Как видно из табл. 2 основой питания ворон служили мышевидные грызуны. Семена сельскохозяйственных растений, которые встречаются в этот период в довольно значительном количестве, в основном склеваны воронами с посевом озимых и частично подобраны на дорогах из навоза. Насекомых немного, и они встречаются в погадках единичными экземплярами. Для этого времени характерно передвижение ворон к населенным пунктам и частичное питание их на помойках.

Февраль 1935 г. Московский зоопарк. Погадки собирались на месте ночлега ворон на территории Московского зоопарка под деревьями. Следует отметить, что ночующих в зоопарке ворон значительно больше, чем ворон, кормящихся днем в пределах зоопарка. Таким образом, погадки, собранные в зоопарке, отражают зимнее

Таблица 3. 750 данных, февраль 1935 г.

Вид пищи	Число встреч	%
Семена березы (Betula)	41	5,6
Корм животных зоопарка	314	41,8
Остатки с помойки	436	58,1

питание ворон не только в зоопарке, но и вообще на территории Москвы.

Основную массу кормов составляют отбросы с помойки (корма животных зоопарка по характеру их добывания можно также отнести к питанию из свалок-помоек). Для этого периода характерно использование малопитательных, суррогатных кормов, в данном случае семян березы. На то, что встречи их в погадках не случайны, указывает значительный процент попаданий и непосредственные наблюдения одного из авторов, видевшего, как вороны склевывали сережки березы.

Апрель—май 1935 г. Парк Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Погадки собирались по всему лесному массиву Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Собирались как под гнездами, так и в непосредственно прилегающих к гнездам участках (гнездовой площади). Собраны были исключительно погадки взрослых птиц. Результаты их анализа даны в табл. 4.

Таблица 4. 2594 данных, апрель—май 1935 г.

Вид пищи	Число встреч	%
Muridae (ближе не определены) . .	1511	58
Жуки (Coleoptera)	259	10
Из них: Жужелицы (Carabidae) . .	96	3,7
Лесной навозник. (Ceotrupes silvaticus)	89	3,4
Майский жук (Melolontha melolontha)	74	2,9
Остатки рыб (Pisces) . . .	560	21,6
Семена сельскохозяйственных растений	1423	55,1
Из них: Овес (Avena sativa)	1319	50,8
Рожь (Secale cereale) . . .	81	3,1
Ячмень (Hordeum)	91	3,5
Семена ели (Picea)	198	7,6
Хвоя ели (Picea)	204	7,8

Основными кормами являются мышевидные грызуны и семена сельскохозяйственных растений; как добываются последние в этот период, остается невыясненным. Начинают попадаться насекомые, представленные в основном крупными формами жуков. Интересно довольно большое количество остатков рыб, которые добыты, повидимому, из прудов сельскохозяйственной академии. Очень характерным является продолжение использования „суррогатных“ кормов-семян и хвои ели, причем склевывание воронами хвои один из авторов наблюдал непосредственно.

Август 1935 г. Близ села Видогощи Завидовского района Калининской области. Погадки собирались на отмели Волги. В этот период вороны как старые, так и молодые ведут стайный образ жизни, часто соединяясь в общие стаи с грачом (Trypanocorax frugilegus), галкой (Corvus monedula) и используя одинаковые с ними корма.

Основным кормом являются семена сельскохозяйственных растений, которые в большинстве случаев склевываются в виде падалицы после уборки урожая, как это показали непосредственные наблюде-

Таблица 5. 2 438 данных, август 1935 г.

Вид пищи	Число встреч	%
Muridae (ближе не определены)	52	2,1
Насекомые (Insecta)	1 122	46
Из них: Жуки (Coleoptera)	815	33,4
Навозник обыкновенный (Geotrupes vernalis)	71	2,9
Моллюски (Mollusca)	174	7,1
Из них: Unionidae	88	3,6
Прудовики (Limneus sp.?)	41	1,6
Катушки (Planorbis sp.?)	45	1,8
Остатки рыб (Pisces)	23	0,9
Семена сельскохозяйственных растений	1 911	78,3
Из них: овес (Avena sativa)	1 364	56,3
Рожь (Secale cereale)	623	25,6
Ягоды рябины (Sorbus)	190	7,8
Семена пикульника (Gelopsis speciosa)	27	1,1
Семена вьюнка полевого (Convolvulus arvensis)	6	0,2
Семена, ближе не определенные	16	0,6

ния. Большую роль в питании в этот период играют также насекомые. Характерным является довольно значительное количество моллюсков, не встречающихся в материале из других мест.

Июль 1936 г. Близь Ржева Западной области. Погадки собирались на месте ночевки смешанной стаи (ворона, грач, галка) в сосновой роще надпойменной террасы Волги.

Таблица 6. 30 данных, июль 1936 г.

Вид пищи	Число встреч	%
Насекомые (Insecta)	30	100
Из них: Жуки (Coleoptera)	17	56,6
Семена сельскохозяйственных растений	30	100
Из них: Овес (Avena sativa)	30	100
Рожь (Secale cereale)	3	10
Конопля	1	3,3
Семена птичьей гречки (Polygonum aviculare)	1	3,3
Семена собачьего перца (Polygonum hydroper)	1	3,3
Семена пикульника (Galeopsis speciosa)	1	3,3

Основой питания в этот период являются семена сельскохозяйственных растений и насекомые. Остальные корма представлены в виде отдельных единичных встреч.

На основе вышеизложенного фактического материала и литературных данных можно отметить определенную периодичность в годовом составе кормов вороны. Еще в 1910 г. на основании трехлетних исследований желудков (3 259 экземпляров) черных и серых ворон Rörig пришел к выводу, что можно наметить в питании ворон в условиях Германии следующие периоды, которые в основном соответствуют хозяйственным периодам года: 1) зимний период от 13.XI до 4.III; 2) вегетационный период от 5.III до 4.VII; 3) период жатвы от 5.VII до 30.IX; 4) период осенних заготовок от 1.X до 12.XI.

Rörig на дает характеристики питания в каждый период, отличая лишь процент растительных кормов (для первого периода 52,9%, для второго 52,2%, для третьего 49,3%, для четвертого 67%). Впоследствии попытку наметить периодичность в питании вороны сделал Асписов (1932), но вследствие недостаточности материала (170 данных за 3 года) и некоторых методических ошибок (см. выше) периоды, намеченные им, несколько искусственны и оторваны от биологических периодов в жизни вороны.

Мы считаем, что по использованию кормов можно наметить следующие периоды в питании вороны.

1. Зимний период — с момента установления снегового покрова до момента стаивания его (с конца ноября по середину марта). Этот период характеризуется приближением ворон к населенным пунктам и питанием в основном отбросами из помоек. Также характерно для этого периода использование суррогатных кормов.

2. Переходный весенний период — с момента появления значительных проталин до вывода птенцов (с конца марта, начала апреля по начало-середину мая). Этот период характеризуется поеданием мышевидных грызунов, которые в период таяния снегов концентрируются на возвышенных местах. В этот же период в питании начинают использоваться насекомые, преимущественно крупные жуки с массовым летом. Семена сельскохозяйственных растений в данный период в питании вороны тоже играют значительную роль. Характерным является также использование „суррогатных“ кормов.

3. Период выкармливания птенцов — с момента вылупления птенцов до наступления самостоятельности (с начала — середины мая по начало июля). Этот период характеризуется тем, что основой питания являются насекомые.

4. Период объединенных стай — кочевки смешанных стай различных врановых (с половины июля по начало сентября). Этот период характеризуется тем, что основой питания являются семена сельскохозяйственных растений и в значительном количестве используются насекомые.

5. Переходный осенний период — период подтягивания ворон к населенным пунктам (с начала сентября по конец ноября). Этот период характеризуется значительным использованием семян сельскохозяйственных растений, а также использованием мышевидных грызунов, основные стации которых, благодаря уборке сельскохозяйственных культур, потеряли защитный покров. В этот период начинается питание ворон на помойках.

В заключение рассмотрим хозяйственное значение вороны. В зимний период по характеру питания вороны не могут считаться ни вредными, ни полезными птицами. За вред может быть сочтена их антисанитарная деятельность, выраженная в растаскивании отбросов с помоек (одним из авторов неоднократно обнаруживались отбросы, притащенные воронами на стога, ближайшие из которых находились

в $^1/_2$ км от деревни). В переходный весенний период некоторый вред вороны приносят склевыванием посеянных сельскохозяйственных культур, но в то же время они уничтожают мышевидных грызунов в этот критический период их жизни. От количества сохранившихся в этот период зверьков в основном зависит и количество их в течение всего года. Так как вороны в это время являются почти единственными хищниками, уничтожающими грызунов, то их полезное для сельского хозяйства значение несомненно. В этот же период ворона приносит заметную пользу уничтожением майского жука и других вредных насекомых. На основании изложенного этот период должен быть характеризован как период, несомненно, полезной деятельности птицы. В период выкармливания птенцов, благодаря уничтожению массы насекомых, в которых преобладают вредные виды (Асписов, 1932, Rörig 1910), ворона безусловно полезна. В период объединенных стай ворона, принося значительную пользу уничтожением насекомых, почти не приносит вреда, используя в большинстве случаев лишь опавшие семена сельскохозяйственных растений. В это время ворона или индиферентна, или слабо полезна, наконец, в переходный осенний период полезна уничтожением мышевидных грызунов и вредна склевыванием озимых; в общем может быть признана скорее полезной.

Как видно из вышеизложенного, в обычные годы польза от вороны значительно превосходит приносимый ею вред, а в годы массового размножения мышевидных грызунов или вредных насекомых ворона является, несомненно, полезной птицей благодаря тому, что она как типичный эурифаг легко переключается на периодически появляющиеся массовые корма.

Вредной ворона, повидимому, будет лишь в угодьях с большой плотностью водоплавающей или боровой дичи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Асписов Д. И., Некоторые данные о хозяйственном значении серой вороны (Corvus cornix) в условиях поймы низовий р. Камы, Работы Волжско-Камской зональной ох.-пром. биолог. станции, в. 2, 1923.—2. Кучерук В., Кротов А., Рюмин А., Соколов М., Некоторые данные по массовому размножению мышевидных грызунов в Московской области в 1934 г., Бюллетень Московского о-ва исп. прир., отд. биолог., т. XVII (7—8), 1935.—3. Пачосский И. К., Материалы по вопросу о сельскохозяйственном значении птиц. Херсон, 1909.—4. Rörig, Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschusses, Mitteilungen aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft., H. 9, 1910.

THE NUTRITION OF THE GREY CROW (CORVUS CORNIX)

by L. G. Dienesman and V. V. Kutcheruck

Summary

The present work was carried out in the centre of the European part of the USSR (the Moscow, Western and Kalininsky regions) from September, 1934 till June, 1936.

In the course of that period 5 856 pellets were collected. The examination of the above material led the writers to the following conclusions:

1. The crow, being a typical omnivorous bird, shows a definite periodicity in its annual use of food stuffs. The following periods may be established:

a) The winter period—from the moment when the snow cover sets till the time of its complete thawing off, i. e., from the month of November till March. During that period crows are seen to draw near populated spots and to feed chiefly upon garbage, utilizing at the same

time sundry substitutes of normal food (birch seeds, fir-tree needles and so like).

b) The spring period — beginning with the appearance of considerable patches of melted snow till the hatching of the young (from March till May). This period is characterized by crows eating mouse-like rodents, continuing to use food-stuff substitutes and catching insects, choosing for the most part large beetles (Geotrupes silvaticus, Melolontha melolontha).

c) The period of feeding the young—from the moment of their hatching till that of their acquiring independence (from May till July). At that time insects form the principal food-stuff of the crow.

d) The period of aggregated flocks — characterized by short migrations of mixed flocks composed of various Corvidae species (Corvus cornix, C. monedula, Trypanocorax frugilens), lasting from July till September. Different kinds of grain constitute the main food of that period with a considerable number of insects in addition.

e) The autumnal period — when crows begin to approach populated spots (from September till November) and keep on feeding upon grains and mouse-like rodents, whose chief habitats have lost their protective cover due to the housing of crops.

2. The economic importance of crows is to be determined by the proportion of good and harm done by them within diverse periods. In the first period the crows is indifferent, useful during the second and third and indifferent again in the last two. Thus it follows, that the use got from the crow considerably exceeds the amount of harm, and in the years of abundance of mouse-like rodents or insects damaging crops it may become an extremely useful bird. The crow appears to harm but on lands with a great density of water-fowls and forest game.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

МОРФОЛОГИЯ МУСКУЛАТУРЫ ХВОСТОВОЙ ОБЛАСТИ DELPHINUS DELPHIS И TURSIORS TURSIO

А. С. Нархов

Из Научно-исследовательского института зоологии М. Г. У.

ВВЕДЕНИЕ

Перед настоящей работой была поставлена задача выявить, какое изменение произошло в анатомическом строении мускулатуры хвостовой области дельфинов в связи с изменением у них функции хвоста по сравнению с наземными млекопитающими. Конкретно нужно было выявить: 1) что является общим в строении мускулатуры хвоста дельфинов в сравнении с наземными млекопитающими; 2) что является специфическим для дельфинов, приобретенным в процессе приспособления к движению в воде.

Материалом для исследования послужили дельфины черного моря: 1 эмбрион и 16 взрослых, из которых 12-Delphinus delphis L. и 4 Tursiops tursio. Fabr.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

В литературе имеются лишь отрывочные сведения по интересующему нас вопросу.

Rapp (1837) дает описание мышц, участвующих в активном поступательном движении дельфина (т. е. мышц хвоста). Он неправильно рассматривает комплекс мышц хвоста, находящийся на вентральной стороне позвоночника, как единый мускул и называет его m. psaos major.

Работа Станниуса (1848) дает подробное описание мышц Delphinus phocaena. Описание хвостовых мышц у Станниуса отличается от описания Rapp. Так, например, если Rapp называет комплекс мышц хвоста, находящийся на вентральной стороне одним мускулом m. psoas major, то Станниус (на стр. 35) утверждает, что „вся нижняя мускульная масса состоит из двух мышц m. longissimus и m. sacrolumbalis inferior". Станиус рассматривает хвостовые мышцы дельфина как продолжения мышц туловища, лежащих дорсально от позвоночника.

Исследование Murie (1874), наряду с описанием анатомического строения всех органов черного кита, Globiocephalus melas Traill дает довольно обширное описание туловищной мускулатуры и касается также мускулатуры хвоста.

Murie в этом исследовании называет хвостовые мышцы кита такими же названиями, как у наземных млекопитающих: m. sacrococcygeus m. levator caudae externus, m. levator caudae internus. Но так как установление гомологии хвостовых мышц наземных млекопитающих и Cetacea является вопросом трудным и спорным, то Murie оставляет свои названия мышц под вопросом.

Roux (1883) показывает, что сухожилия, расположенные в хвостовом плавнике дельфина, при своем сплетении образуют перекрест. Волокна этих сухожилий расположены в хвостовом плавнике в 3 слоя и направлены перпендикулярно друг к другу.

Работа Schulte и Smith (1918) дает обстоятельное описание мускулатуры Kogia breviceps Blainv. В этой работе описание мускулатуры совпадает с описанием предыдущих авторов, но m. iliocostalis авторы называют m. transversarius, superior Этот мускул у Станиуса называется m. sacrolumbalis, у Vallois m. iliocostalis, а тот мускул, который Schulte и Smith называют m. ilio-costalis, у Станиуса и Vallois относится к системе longissimus.

Vallois (1922) изучает преобразование мускулатуры дорсальной стороны (l'episome) у всех позвоночных, в том числе у сирен и китов. Автор в этом исследовании строит эволюционный ряд преобразования спинной мускулатуры у позвоночных и дает подробное описание скелета и мускулатуры у исследованного им эмбриона дельфина Tursiops tursio Fabr. По строению спинной мускулатуры Vallois считает сирен (Sirenia) промежуточными формами (в смысле Anpassungreihen Абеля) между наземными млекопитающими и китами. Vallois спинную мускулатуру описывает по системам. Всего он отмечает 13 систем. Из них для меня особое значение имеют

1) Ilocostalis, 2) Longissimus, 3) Transversospinalis, 4) Intertransversarii, 5) Interspinalis. Описывая строение сухожилий хвоста, Vallois считает, что у дельфина они преобразовались так, что „две пары сухожилий представляют собой весь двигатель хвостового плавника“.

В работе А. Н. Дружинина (1924) списано строение, функция и происхождение переднего пояса конечностей у Delphinus delphis L. На основании строения скелета и мышц переднего пояса конечностей А. Н. Дружинин устанавливает „произошедшие уклонения от типичной наземной конечностей млекопитающих к плавнику дельфина. В заключение А. Н. Дружинин, сопоставляя мускулатуру дельфина с мускулатурой наземных млекопитающих вообще, устанавливает полное отсутствие m. trapezius, присутствие своеобразного m. cephalo humeralis, слабое развитие mm. rhomboideus, serratus, latissimis dorsi, далекое захождение на поверхность лопатки m. omotransversarius и слабость m. levator scapulae, а также полное отсутствие m. teres minor и регрессивное развитие m. infraspinatus и m. supraspinatus. Взамен этого общего ослабления всех названных мышц прогрессивно развиваются m. deltoideus а также m. subscapularis m. и panniculus carnasus. Мышц свободной конечности, кроме triceps, нет“.

В работе Howell (1927) имеется краткое, но точное описание скелета и мышц морской свиньи Neomeris phocaenoides Cuv. В этой работе описание мышц почти одинаково с описанием Schulte и Smith, отличие лишь в том, что Schulte и Smith исследовали Kogia breviceps Blaink, а Howell — Neomeris phocaenoides. У этих животных есть у каждого свои небольшие особенности в смысле объема, протяжения и переме-

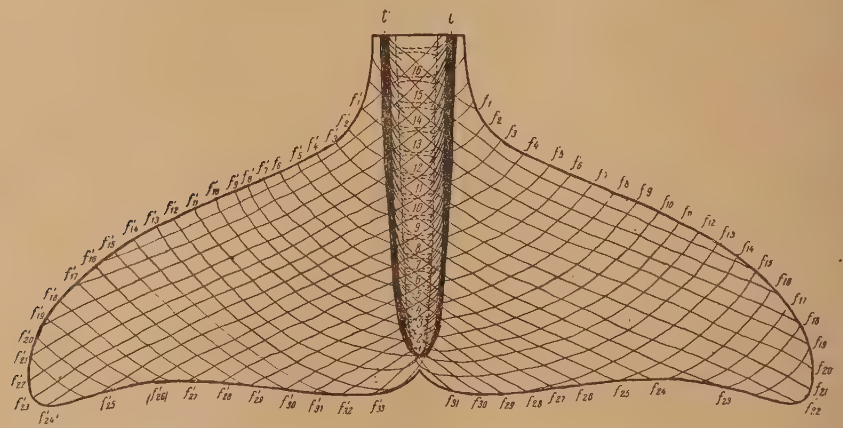


Рис. 1. Схематическое изображение сплетения сухожильных волокон в хвостовом плавнике дельфина. t и t^1—хвостовые сухожилия, проникающие в плавник; 1—16—последние хвостовые позвонки; $f_1 - f_{30}$ $f_1 - f_{33}$ — волокна хвостовых сухожилий.

щения прикреплений мышц. Hovell (1930) изучая миологию эмбриона нарвала Monodon monoceros L. указывает, что мускулатура нарвала очень сильно изменена и своеобразна. Люмбокаудальная часть позвоночной мускулатуры заключена в ряды прочных апоневротических оболочек. Одна заключает в себе longissimus и iliocostalis, другая служит для Hypaxial нового комплекса и между ними располагается третья, содержащая intertransversarri. В краниальном направлении longissimus и iliocostalis совершенно неразделимы. Howell устанавливает, что hypaxial'ный комплекс мускулатуры не так значителен, как erector spinae, и предполагает, что у взрослого животного он относительно более развит. О мышцах таза Howell пишет, что они так не похожи на тазовые мышцы других млекопитающих, что, возможно, их никогда не удастся гомологизировать с тазовыми мышцами наземных млекопитающих и называет их m. pubo-ventralis, m. ischio-caudalis, m. ilio-dorsalis.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мускулатура хвоста дельфинов настолько изменена по сравнению с другими млекопитающими, что ее следует рассматривать как комплекс мускулатуры хвоста и мускулатуры туловища прилежащий к позвоночному столбу с дорсальной и вентральной стороны (episome Vallois и hupaxial Howell) (рис. 4).

Мускулатура хвоста с дорсальной стороны соединилась с длинными мышцами спины spinalis, longissimus и представляет собой в хвосте

продолжения системы ilio-costalis, а также mm. intertransversarii. Мускулатура хвоста, располагающаяся на вентральной стороне позвоночника, за исключением m. ischio-caudalis, является комплексом мышц, которые образовались путем преобразования и срастания комплекса ilio-psoas и мышц хвоста m. depressor caudae externus и m. depressor caudae internus.

Перейдем теперь к описанию каждого мускула в отдельности и начнем с дорсальной группы. При описании длинных мышц из двух точек их прикрепления за начальные я буду считать краниально расположенные пункты, так как они являются относительно менее подвижными. Другие авторы при описании мышц у Cetacea такого порядка не придерживались.

1. M. spinalis. [M. transversospinalis (Vallois)]. Образуется мышечными пучками, как обычно у наземных млекопитающих, начинающимися и оканчивающимися на остистых отростках, начиная от линии сосцеобразных отростков и до вершины остистых. Эти пучки от начала до прикрепления перебрасываются через несколько позвонков. Мускул начинается с 11 грудного позвонка, постепенно расширяясь, доходит до уровня тазового пояса, затем он, постепенно суживаясь, продолжает свой путь вдоль линии остистых отростков до 13 хвостового позвонка, где он оканчивается. Снизу, на всем протяжении мускул плотно прилегает к m. longissimus и лишь соединительнотканная перегородка (septum) отграничивает их друг от друга. Наружная поверхность мускула покрыта крепким апоневрозом. По медиальной линии этот мускул разделяется остистыми отростками на две симметрично расположенные порции правую и левую.

При согнутом позвоночнике в вентральном направлении мускул выпрямляет его[1], а при усиленном сокращении он производит дугообразное изгибание тела дельфина так, что середина туловища прогибается вниз, а краниальная и каудальная части поднимаются вверх.

2. M. longissimus простирается от затылочной кости (os occepitale) вдоль всего позвоночника и сухожильно оканчивается на остистых отростках и дорсальных поверхностях тел хвостовых позвонков. Начиная с 22 хвостового позвонка и до конца позноночника, часть волокон этих сухожилий веерообразно расходится в лопасти хвостового плавника. Это самый большой веретенообразный мускул, суживающийся у своих концов, которыми он достигает, с одной стороны, головы, а с другой—хвоста. Мускул с внутренней стороны ограничивается и отделяется от своей пары остистыми отростками ниже линии сосцеобразных отростков и невральными дугами. Снизу он отделяется на всем протяжении соединительнотканной перегородкой от m. ilio-costalis. Снаружи мускул покрыт плотной фасцией, а сверху от m. spinalis он отграничивается уже упоминавшейся соединительнотканной прослойкой.

На уровне рудиментов тазового пояса мускул разделяется соединительнотканной перегородкой на две порции — внутреннюю и наружную, впервые отмеченные Vallois. Некоторые авторы (например, Murie) принимают каждую эту порцию за самостоятельный мускул и стараются провести здесь гомологию с хвостовыми мышцами mm. levator caudae internus и levator caudae externus наземных млекопитающих.

Конечная часть обеих порций мускула переходит в мощные сухожилия.

Сухожилия наружной порции неправильно описаны Vallois. Vallois считает, что „у дельфина сухожилия хвоста преобразовались

---

[1] Функция мышц определялась как при помощи анатомических данных, так и путем их натяжения на мертвых дельфинах.

так, что две пары сухожилий представляют собой весь двигатель плавника“, т. е. два сухожилия находятся на дорсальной стороне позвоночника и два на вертикальной стороне, являющиеся антагонистами первых. В действительности сухожилия каждой порции, прилегая друг к другу вогнутыми пластинками, подобно листьям лука (рис. 2), проходят по отдельному каналу в каудальном направлении. С 13 по 31 хвостовой позвонок сухожилия этого мускула последовательно прикрепляется к каждому позвонку (рис. 3). Таким образом, число сухожилий этого мускула соответствует числу позвонков, к которым сухожилия прикрепляются, т. е. 18.

Рис. 2. Поперечный разрез „стебля“ хвостовых сухожилий дельфина *а*—центральное сухожилие; *б, в, г, д, е*—пластинчатые сухожилия

Сухожилия, идущие от внутренней порции, прикрепляются последовательно к сосцевидным отросткам каждого позвонка, начиная с 13 и кончая 20 хвостовым. Сухожилия наружной порции мускула так же последовательно прикрепляются к каждому позвонку, начиная с 20 хвостового, и доходят до конца позвоночного столба, проникая таким образом в хвостовой плавник. Каждое сухожилие прикрепляется трояким образом: одной частью своих волокон прикрепляется к краниальной части дорсальной поверхности тела поз-

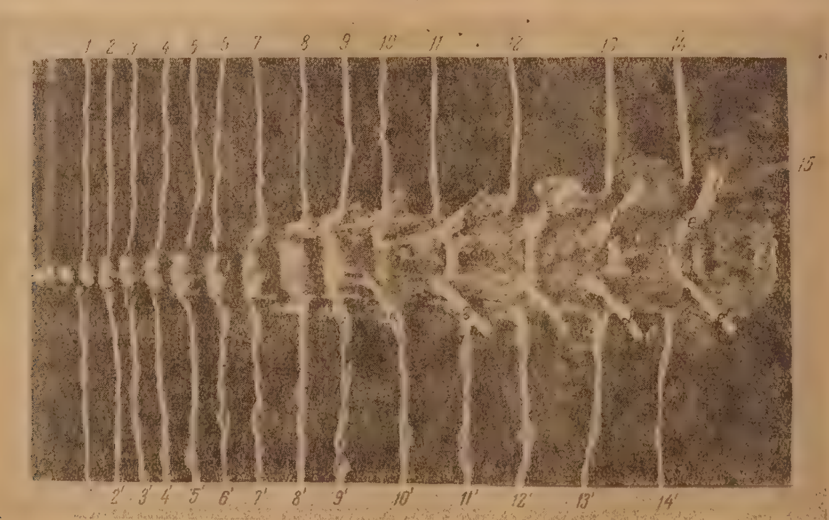


Рис. 3. Расположение и прикрепление хвостовых сухожилий на позвоночнике дельфина (вид сбоку). *1—15*—дорсальные сухожилия; *1¹ 14¹*—вентральные сухожилия; *а—е*—дерсально-боковые сухожилия; *а¹—е¹*—вентрально-боковые сухожилия; *cv*—corpus vertebrae; *pss* processus spinosi superiores; *psi*—processus spinossi inferiores

вонка, другой—к межпозвоночному кольцу, часть волокон, как указывалось выше, расходится в лопасти хвостового плавника, дорсально перекрещиваясь через тела позвонков, причем образуется

перекрест волокон. Волокна сухожилий правой стороны идут в левую лопасть хвостового плавника, а волокна левой стороны идут в правую (рис. 1).

При натяжении мускула в целом получается дугообразное прогибание тела дельфина, середина туловища прогибается вниз, а краниальная и каудальная часть поднимается вверх. При согнутом хвосте в вентральном направлении мускул разгибает его. При натяжении каждой порции отдельно получаются диференцированные движения, внутренняя порция при натяжении выпрямляет (поднимает) весь хвостовой стержень, а наружная порция поднимает только лопасти хвостового плавника.

3. M. ilio-costalis. (M. transversarius superior + costalis Rapp. M. transversarius superior Stannius M. supracaudalis Murie).

Парная продольная лентовидная мышца неодинаковой ширины на всем протяжении. Начинается от затылочной кости (os occipitale) и простирается до 20 хвостового позвонка, располагаясь на дорсальной части ребер и на поперечных отростках. В грудной области мускул сильно расширяется и покрывает тонким слоем наружную поверхность ребер. Следуя в каудальном направлении, волокна мускула, отходящие от каудального края ребер, направляются спереди назад и снаружи внутрь. На уровне тазового пояса мускул сужи-

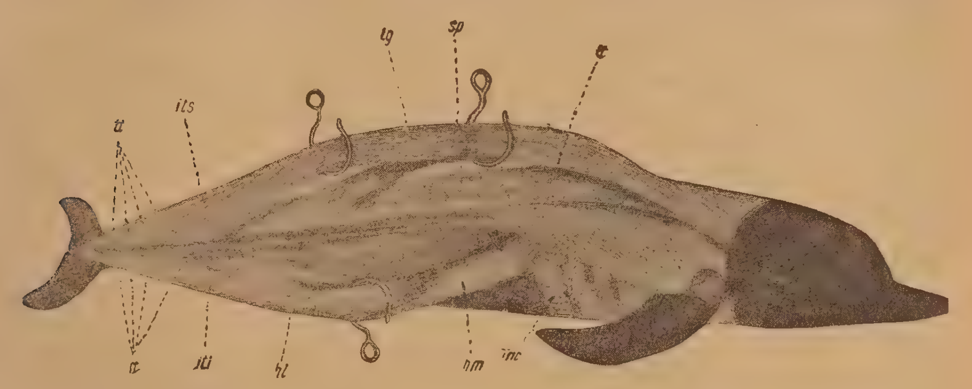


Рис. 4. Полусхематическое изображение мускулатуры дельфина. *lg*—m. longissimus; *sp*—m. spinalis; *ic*—m. iliocostalis; *inc*—m.m. intercostales; *hm*—hypoxialis medialis *hl*- m. hypoxialis lateralis; *tt*—сухожилия

вается и располагается на поперечных отростках. В хвостовой области мускул переходит в мощные сухожилия, которыми он последовательно прикрепляется к боковой части тел каждого позвонка, начиная со 2 и кончая 20. Сверху на всем своем протяжении, кроме шеи, мускул отделяется одевающей его фасцией от мускула. В шейной области обе мышцы сливаются. Снизу в пояснично-хвостовой области мускул ilio-costalis отделен от мускулов, лежащих вентрально от поперечных отростков, соединительнотканной перегородкой, которая фиксируется на вершинах поперечных отростков. При двустороннем сокращении мускул m. ilio-costalis поднимает хвост кверху, а при одностороннем сокращении мускул, поднимая хвост кверху, одновременно отводит его в сторону.

4. Mm. interspinales superiores—парные мышцы, располагающиеся между каждыми двумя соседними остистыми отростками на всем протяжении позвоночника. Эти парные мышцы разделяются друг от друга связкой, которая находится между каждыми двумя соседними остистыми отростками.

Функция этих мышц заключается в сближении верхних концов остистых отростков, что помогает поднятию хвоста вверх.

5. Mm. intertransversarii, лежащие дорсально и вентрально от поперечных отростков, совершенно одинаково отходят от них сухожильными пучками, начиная со 2 хвостового позвонка и кончая IX. Волокна, отходящие от впереди лежащих позвонков, перебрасываются через 9 поперечных отростков и прикрепляются к поперечным же отросткам и боковым поверхностям тел сзади лежащих позвонков, начиная с 13—20. Эти мускулы при двустороннем сокращении сближают концы поперечных отростков и таким образом фиксируют прямолинейность позвоночника, а при одностороннем сокращении отводят хвост в сторону.

6. Mm. intermammilares описаны Станиусом под именем mm. interaccessorii. Автор указывает, что он не нашел этих мышц у Tursiops tursio. При своем исследовании я особенно стремился их найти, но этих мышц я тоже не нашел ни у эмбриона, ни у взрослых дельфинов,

7. Закончив описание дорсальной мускулатуры хвоста дельфинов, перейдем к описанию вентральных мышц M. hypaxialis lateralis. (m. longissimus inferior) (Stannius).

Латеральная часть m. psoas major (Rapp).

Латеральная часть мускульного комплекса (Howell).

Парный массивный длинный мускул, лежащий на вентральной стороне позвоночника. Внутренней поверхностью мускул прилегает к вентрально-латеральной части тел позвонков, сверху—к поперечным отросткам и снизу к m. hypaxialis medialis. Наружная поверхность мускула покрыта апоневрозом, очень плотным в хвостовой области и менее плотным в поясничной области. Мускул начинается плоскими сухожильными пучками на каудальном крае поперечных отростков и боковой части тел трех последних грудных позвонков. Идет вдоль позвоночника, получая на своем пути ряд новых пучков от боковых поверхностей тел позвонков и оканчивается мощными сухожилиями, которые прикрепляются к вентрально-латеральной поверхности краниальной части позвонков, начиная с 14 и кончая 31 хвостовым позвонком. Девять сухожилий, идущие от этого мускула, проходят в хвостовой плавник и так же, как и на дорсальной стороне, часть их волокон прикрепляется к девяти позвонкам, а часть волокон расходится в лопасти плавника с образованием перекреста.

При натяжении сухожилий всего мускула в целом происходит сгибание (опускание) всего хвоста, а при натяжении девяти сухожилий, проходящих в хвостовой плавник правой или левой стороны, происходит опускание обеих лопастей хвостового плавника. Таким образом, этот мускул является антагонистом m. longissimus.

8. M. hypaxialis medialis. M. sacro-lumbalis inferior (Stannius). Медиальная часть m. psoas major (Rapp). Медиальная часть m. hypaxial (Howell).

Парный объемистый широкий мускул лежит медиальнее m. hypaxialis lateralis. Изнутри мускул ограничивается боковыми сторонами и отростками гемальных дуг, сверху сухожильной перегородкой, отделяющей его от m. hypaxialis lateralis. Наружная поверхность мускула покрыта очень крепким апоневрозом, который поднимается косо вверх и назад, достигая вершин поперечных отростков. Начинается широким сухожилием на вентральной боковой поверхности тел и поперечных отростках четырех последних грудных позвонков и так же на каудальном крае внутренней части четырех последних ребер. Направляясь спереди назад, мускул проходит вдоль позвоночника до XIV хвостового позвонка. В хвостовой области мускул переходит в мощные сухожилия и прикрепляется широкими пластинками ко всей краниальной части haemapophysis, начиная с IX и кон-

чая 14 хвостовым позвонком. При своем сокращении мускул сгибает (опускает) хвост книзу. *M. ischio-caudalis*. Сильный мясистый парный мускул лежит на брюшной стороне, от hypaxialis medialis, рядом с нижними остистыми отростками. Мускул начинается от каудальной части внутреннего края тазовой кости своей стороны, идет спереди назад и внутрь. Следуя в каудо-медиальном направлении от своего начального пункта, оба мускула сближаются между собой и прикрепляются к вершинам нижних остистых отростков, начиная с 5 и кончая 14 хвостовым позвонком. Функция этого мускула сводится при двустороннем сокращении к опусканию хвоста вниз, а при одностороннем — к отведению хвоста в сторону при одновременном опускании его.

9. Mm. interspinalis inferiores. Слабые короткие мышцы с большой примесью сухожильных волокон, идущие продольно направлению позвоночника, заполняют промежутки нижних остистых отростков. Возникают вместе с появлением нижних остистых отростков, начиная с 5 и кончая 20 хвостовым позвонком. При своем сокращении эти мышцы сближают концы нижних остистых отростков и таким образом помогают mm. hypaxialis lateralis и hypaxialis medialis огибать (опускать) хвост книзу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ О МОРФОЛОГИИ ХВОСТОВОЙ ОБЛАСТИ

Ввиду того, что мускулатура хвостовой области дельфинов в связи с их приспособлением к движению в воде приобрела довольно сложное специфическое строение, мнения различных авторов о гомологии этих мышц с хвостовыми мышцами наземных млекопитающих очень разноречивы. Мне удалось свести эти разноречивые мнения к общей схеме, которую уже легко сравнить со схемой строения хвостовой мускулатуры наземных млекопитающих. Я считаю, что взгляд Rapp о гомологии m. psoas major дельфина с m. psoas major наземных млекопитающих не соответствует действительности.

Во-первых, это не один мускул, а два. Во-вторых, этот мускул простирается от грудной области до конца хвоста, что также не соответствует протяжению мускула psoas major наземных млекопитающих, так как хорошо известно, что у этих животных m. psoas major простирается только до заднего пояса конечностей и никогда не заходит в хвостовую область. Следовательно, в двух частях m. psoas major Rapp мы ни в коем случае не можем признать типичного единого m. psoas major наземных млекопитающих, а признаем два самостоятельных мускула, которые я называю m. hypaxialis lateralis и m. hypaxialis medialis.

Впервые две порции мускула psoas major были признаны за самостоятельные мускулы Stannius, который назвал их мышцами sacrolubmalis и longissimus inferior. Я должен был ввести новые названия для этих мышц, потому что названия, данные Stannius, претендующие на топографическое определение мускулов, не соответствуют действительности, так как m. sarco-lumbalis выходит за пределы поясничной и крестцовой областей и далеко простирается в грудную область, а также достигает конца хвоста.

Поэтому, заимствуя общее название hypaxialis для этих мышц у Howell, я предложил для каждой из них индиферентные названия m. hypaxialis lateralis и m. hypaxialis medialis.

Это особенно необходимо потому, что названные мышцы представляют собой комплексы поясничных и хвостовых мышц и поэтому название ни одной мышцы из этой области наземных млекопитающих не может быть к ним приложено. Я полагаю, что эти мышцы обра-

зовались путем преобразования и срастания у предков поясничных мышц комплекса ilio-psoas (mm. psoas major, psoas minor, iliacus internus) с ранее бывшими самостоятельными хвостовыми мышцами m. depressor caudae externus и m. depressor caudae internus.

Таким образом, m. hypaxialis lateralis дельфина соответствует у наземных млекопитающих m. depressor caudae externus+часть комплекса ilio-psoas, а m. hypaxialis medialis дельфина соответствует у наземных млекопитающих m. depressor caudae internus+часть комплекса ilio-psoas.

Также я не могу согласиться с Murie, когда он рассматривает порции m. longissimus как самостоятельные мышцы и называет наружную порцию m. levator caudae externus, и внутреннюю m. levator caudae internus; как известно по Vallois иннервация этих порций совершенно одинакова и это не дает нам основания считать их самостоятельными мышцами. Кроме того, хорошо известно, что у наземных млекопитающих m. levator caudae internis по своему происхождению относится не к системе longissimus, а к системе spinalis; эта система у дельфина имеется, и ее каудальная часть, простирающаяся в хвостовую область, несомненно, гомологична m. levator caudae internus. Таким образом, mm. levator caudae externus и levator caudae internus Murie, принадлежащие к системе longissimus, мы можем сравнивать исключительно с m. levator caudae externus наземных млекопитающих, также принадлежащим к этой системе. Принципиальное отличие этих мускулов у Cetacea и наземных млекопитающих состоит в том, что у последних имеется единственный мускул, а у Cetacea—два. Это дает мне возможность предполагать, что у Cetacea в связи с прогрессивным развитием плавательной функции хвоста единственный мускул предков разделился на две самостоятельные порции, отличающиеся в основном местами прикрепления. Одна из них является поднимателем всего хвостового стержня, а другая—исключительно хвостового плавника.

Эти две самостоятельные порции, как, говорилось выше, на уровне тазового пояса сливаются между собой, переходя в общий мускул m. longissimus. Таким образом, в m. longissimus Cetacea мы имеем собственно m. longissimus+разделенный на две порции m. levator caudae externus. Для этого комплекса я не считаю необходимым вводить новые названия, так как m. levator caudae externus является непосредственным продолжением m. longissimus хвостовой области и может быть рассматриваем как m. longissimus caudae аналогично тому, как мы имеем m. longissimus cervis, m. longissimus dorsi и т. п.

Таким образом, m. levator caudae externus наземных млекопитающих у дельфина соответствует вся каудальная часть мускула longissimus, а m. levator caudae internus наземных млекоп итающих у дельфина соответствует каудальная часть m. spinalis. У дельфинов особенно интересен m. ilio-costalis, который простирается от затылочной кости до 18 хвостового позвонка. Это единственный случай, встречающийся у млекопитающих, у которых этот мускул никогда не заходит в хвостовую область; что касается его протяжения до затылочной области, то Vallois указывает, что он у наземных млекопитающих никогда не простирается далее шейных позвонков.

Mm. intertransversarii у дельфина отличаются от таковых у наземных животных тем, что они перебрасываются через большее количество поперечных отростков (9), тогда как у наземных млекопитающих они перебрасываются через 2—3 поперечных отростка. M. ischio-caudalis у дельфина изменен менее других мышц. Краниальной частью он прикрепляется, как и у наземных млекопитающих,

от каудальной части тазовых костей, соответствующей, os ischii, а каудальной частью прикрепляется к нижним остистым отросткам. Этот мускул, несомненно, гомологичен мускулу хвоста m. coccygeus у наземных млекопитающих. В связи с редуцированным состоянием тазового пояса mm. pubococcygeus и iliococcygeus не выражены.

Итак, несмотря на глубокие изменения, происшедшие в строении скелета и мускулатуры хвоста дельфина, все же удается провести известную гомологию этих систем органов с наземными млекопитающими.

ВЫВОДЫ

Специфические особенности строения мускулатуры хвостовой области дельфинов по сравнению с наземными млекопитающими следующие:

1. Отсутствие самостоятельных хвостовых мышц, которые являются непосредственным продолжением надпозвоночных мышц (episome Vallois) и подпозвоночных (hypoxial Howell).

2. Гомология этих мышц с мышцами наземных млекопитающих может быть представлена следующей табличкой:

Наземные млекопитающие	Дельфины
Mm. interspinales (superiores)	Mm. intespinales (superiores)
Mm. interaccessorii	Отсутствуют
M. levator caudae internus	Каудальная часть M. spinalis
M. levator caudae externus	Каудальная часть M. longissimus Разделенная на две порции
M. ilio-costalis	M. ilio-costalis Отличающийся своим продолжением в хвостовую область до 22 позвонка
Mm. intertransversarii	Mm. intertransversarii
M. depressor caudae externus + часть комплекса ilio-psoas	M. hypaxialis lateralis
M. depressor caudae internus + часть комплекса ilio-psoas	M. hypaxialis medialis
Mm. interspinalis inferiores	Mm. interspinales inferiores
M. pubo-coccygeus	Отсутствуют
M. ilio-coccygeus	Отсутствуют
M. coccygeus (ischio-caudalis)	M. ischio-caudalis

3. Девять сухожилий мускула m. longissimus на дорсальной стороне и m. hypaxialis lateralis с вентральной стороны прикрепляются трояким образом: к позвонку, к межпозвоночному кольцу, а часть волокон, перекидываясь на противоположную сторону, кончается в лопастях хвостового плавника.

При таком расположении сухожилий движение одной какой-либо изолированной лопасти становится невозможным, даже при одностороннем сокращении мускул двигает обе лопасти.

4. M. ilio-costalis простирается от затылочной кости до 22 хвостового позвонка, чего не встречается ни у одного наземного млекопитающего.

5. Перемещение места прикрепления m. ischio-caudalis на нижние остистые отростки (у наземных же млекопитающих он прикрепляется к поперечным отросткам и телам позвонков).

6. Мускулатура, производящая вертикальные движения хвоста, несравненно более мощная, чем мускулатура, производящая горизонтальные движения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Rapp M., Die Cetaceen, 1837. — 2. Stannius, Beschreibung der Muskeln des Tümmlers (Delphinus phocaena), Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin D. Johannes Müller, Berlin, 1849. — 3. Murie J., On the Organisation of the caaing Whale, Globiocephalus melas, Trans. of the Zoolog. Society of London, vol. 8, 1874. — 4. Roux W., Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1886. — 5. Schulte a. Smith, The external characters, skeletal muscles of Kogia breviceps, Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., vol. 38, Art. 2, 1918. — 6. Bronn's, Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. 6., Abtheil V. Mammalia, Bd. 1. — 7. Vallois H., Les transformations de la Musculature de l'episome chez les vertébrès, Archives de morphologie générale et expérimentale. Paris, 1922. — 8. Howell A., Contribution to the Anatomy of the Chinese finless porpoise Neomeris phocaenoideus, Proc. U. S. Nat. Mus., LXX, Art. 13, 1927. — 9. Howell A., Myology of the narval (Monodon monoceros), American Journal of Anatomy, vol. 46, No. 2, 1932. — 10. Ellenberger R. u. Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, Berlin, 1903. — Böker H., Vergleichende biologische Anatomie des Wirbeltiere, Bd. 1, 1935. — 12. Slijper E. J., Die Cetacea, Haag Martinus Nijhoff, p. 248, 1936. — 13. Дружинин А. Н., К вопросу о строении, функции и генезисе переднего пояса конечностей у Delphinus delphis, Русск. зоол. журнал, т. 4, вып. 3—4, 1924.

THE MORPHOLOGY OF MUSCLES IN THE CAUDAL REGION OF DELPHINUS DELPHIS AND TURSIOPS TURSIO

by A. S. Narkhov

Summary

The muscles of the caudal region of porpoises were formed by means of transformation in ancestors of lumbar muscles of the ilio-psoas (m.m. psoas maior, psoas minor, iliacus internus) and their coalescence with the formerly independent tail-muscles—the depressor caudal externus and the depressor caudal internus. The hypoxialis lateralis of the porpoise corresponds in terrestrial mammals to the depressor caudal externus plus a part of the ilio-psoas complex, the hypoxialis medialis of the former being homologous with the depressor caudal internus plus a part of the ilio-psoas complex of the latter.

In connection with the progressive development of the swimming function of the tail in Cetacea the only muscle of ancestors, the longissimus, got separated into two distinct portions, differing in the main by their places of attachment. One of them serves as a levator of the whole tail-stem, while the other lifts exclusively the caudal fin. The levator caudal externis in terrestrial mammals is the homologue of the whole caudal part of the longissimus in the porpoise, and the levator caudal internus of land mammals is found to agree with the caudal part of the spinalis of porpoises. The ilio-costalis of the latter extends from the occipital bone as far as the twenty-second caudal vertebra, which is seen to occur in no land mammals. The nine tendons of the dorsal surface of the longissimus with an equal number of them on the ventral surface of the hypoxialis lateralis are attached in two ways: one part of their fibres is fixed to the vertebra, whilst the other part, passing over to the opposite side (from left to right), extends throughout the two flukes of the caudal fin, which results in rendering a separate movement of either fluke impossible, for even a unilateral contraction of the muscle sets them both, in motion.

МАТЕРИАЛЫ К ВОПРОСУ О ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РОСТЕ РЕПТИЛИЙ

А. М. Сергеев

Из лабораторий морфологии и зоологии позвоночных Научно-исследовательского института зоологии МГУ

ВВЕДЕНИЕ

Весьма актуальная как с практической, так и с теоретической стороны проблема постэмбрионального роста позвоночных разрабатывается сейчас несколько односторонне. При этом вопросам сравнительного изучения роста почти не уделяется внимания, хотя можно думать, что оно помогло бы установить ряд весьма существенных закономерностей.

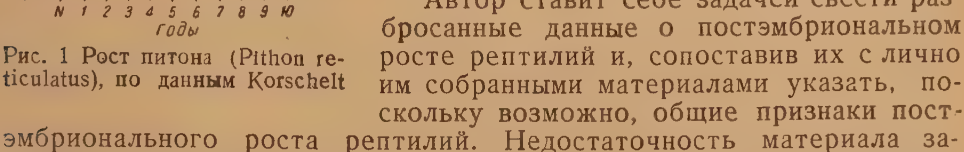


Рис. 1 Рост питона (Pithon reticulatus), по данным Korschelt

Забвение сравнительного метода в изучении процессов роста привело к тому, что, наряду с хорошо изученным постэмбриональным ростом некоторых птиц, млекопитающих и многих рыб, мы имеем лишь весьма отрывочные данные о постэмбриональном росте амфибий и рептилий.

Автор ставит себе задачей свести разбросанные данные о постэмбриональном росте рептилий и, сопоставив их с лично им собранными материалами указать, поскольку возможно, общие признаки постэмбрионального роста рептилий. Недостаточность материала заставила автора отказаться от подыскания математических выражений для приводимых ниже эмпирических кривых, что будет сделано после накопления большего по объему материала.

I. ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

В отношении постэмбрионального роста гаттерии и всех ящериц (Lacertilia) точных данных, повидимому, опубликовано не было. Также и в отношении постэмбрионального роста змей автору известно только одно указание Korschelt (1927) о росте питона (Python reticulatus), на основании данных которого построен рис. 1. К сожалению, ничего неизвестно ни о количестве промеренных экземпляров, ни о том, были ли это дикие или содержавшиеся в неволе особи. Сделать какое-либо заключение о росте питона на основании таких несовершенных данных представляется затруднительным.

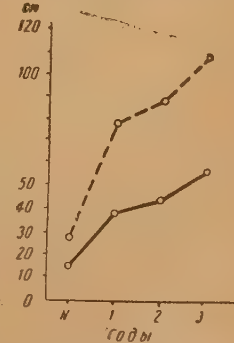


Рис. 2. Кривая роста мадагаскарского крокодила (Crocodilus madagascariensis), по данным Voeltzkow

Серьезными недостатками грешат и известные автору данные о росте крокодилов, в особенности приводимые Jerdon, согласно которому Crocodilus porosus достиг за 8 лет длины в 8—9 футов. Приведенные Фельтцковым (Voeltzkow, 1899) данные о росте Crocodilus madagascariensis (также без всяких сведений о том, на каких экземплярах получены) охватывают слишком маленький период, чтобы дать возможность судить о росте этого вида (рис. 2). Наиболее достоверными следует считать данные Ditmars (1907) (рис. 3), полученные на основании измерения многих экземпляров, правда, содержавшихся в неволе. Автор отмечает, что у диких индивидов рост идет, повидимому, быстрее.

Неполнота этих данных не позволяет сделать заключения о продолжительности роста, об отношении к росту полового созревания, характере роста и т. п., но позволяет с несомненностью показать, что рост крокодилов идет очень быстро, ибо уже в 15 лет они достигают размеров взрослого. Это последнее обстоятельство позволяет сделать дальнейшее заключение, что в более старшем возрасте если и имеется некоторый рост, то во всяком случае гораздо более медленный.

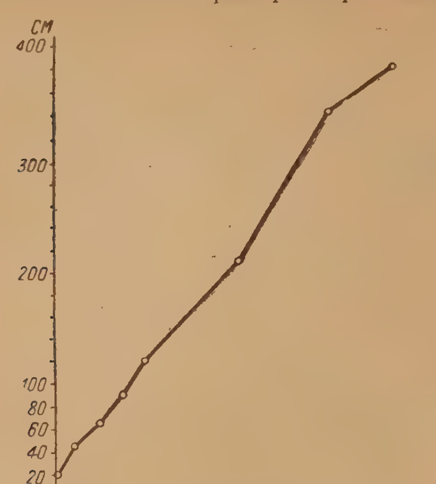


Рис. 3. Рост миссипского аллигатора по данным Ditmars

Черепахи являются группой рептилий, наиболее изученной в отношении постэмбрионального роста, хотя и здесь ряд приводимых данных не отвечает самым элементарным требованиям точности. Рост морских черепах известен нам из работ Hildebrand & Hatsel (1927) и Parker (1926), причем данные обоих относятся к Caretta caretta, содержавшимся в неволе, в аквариумах. Рост молодых особей этого вида черепах идет очень быстрым темпом, так что за $4^1/_2$ года длина карапакс увеличивается с 4,2 до 53,8 см (Hildebrand и Hatsel), а вес за 3 года увеличивается с 20 г до 19 кг (Parker). Взрослые экземпляры этого вида имеют длину карапакс в 1 м.

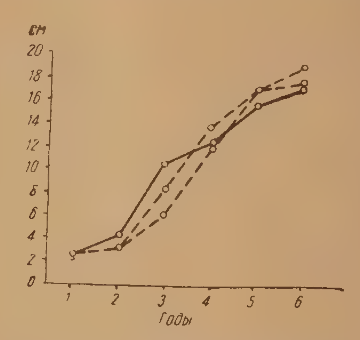


Рис. 4. Рост трионикса (Trionyx japanicus), по Mitsukuri (пунктир) и по Ито и Такухиса — сплошная линия

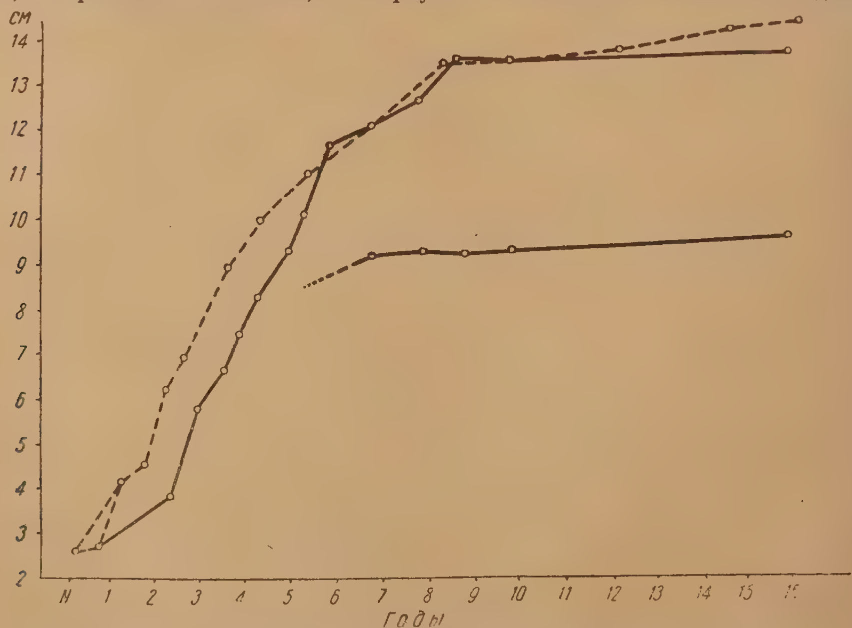


Рис. 5. Кривые роста двух популяций террапина (terrapin) (Malaclemys centratus), по данным Hilderbrand

Рост трионикса охарактеризован в работах Mitsucuri (1901) и Такухиса и Ито (цитирую последнюю по Булдовскому, 1936) по наблюдениям на черепаховодческих

фермах. Промеры значительного материала дают кривую на рис. 4. Она имеет S-образный характер, показывая наиболее быстрый рост в середине периода роста и его замедления в возрасте 4-5 лет (наступление половой зрелости). Общеизвестные случаи поимки крупных триониксов (до 40 см) позволяют думать, что и в последующий период рост этой черепахи довольно интенсивен.

Работы Hildebrand (1929, 1932, 1935) посвящены росту пресноводных террапинов (Malaclemmys centrata). Данные собирались в течение ряда лет (1910—1927) на черепаховодческой ферме, основаны на огромном числе измеренных особей и дополнены рядом экспериментов (влияние на рост подкормки зимой, селекции и т. д.). У этой черепахи можно наблюдать: 1) быстрый рост в первые годы жизни, замедляющийся с возрастом; 2) достижение окончательных размеров к 15—16 годам, причем достигается, следовательно, некоторый предел, дальше которого животное не растет, наконец, 3) очевидно, что половая зрелость (5 лет) не влияет резко на рост, продолжающийся долгое время после ее наступления (рис. 5).

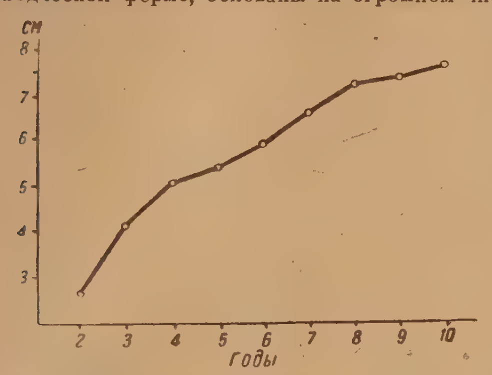


Рис. 6. Кривая роста Chrysemys picta, по данным Agassitz

О росте Chrysemys picta мы располагаем сообщением Agassitz (1856), на основании которого построен рис. 6. Можно думать, что половая зрелость (5 лет) не отражается на росте, который, постепенно замедляясь, продолжается очень долго (до 25 лет и больше). Более новая работа Pearse (1923) о росте дикоживущих Chrysemys cinerea и Ch. belli дает картину, сходную с данными Agassitz, причем автор указывает, что черепаха, достигнув к 12 годам размеров 135 мм (длина карапакс), далее растет очень медленно (170 мм достигает к 50 годам).

Остается сказать о росте наземных черепах. Он изучался у гигантских черепах, отдельные данные о которых имеются в работах Lucas (1922) и Ditmars (1919) и которому целиком посвящена работа Townsend (1931). Их данные недостаточны для суждения о росте. Исследование Benedetti (1925) о росте Testudo graeca было мне недоступно и не могло быть мной использовано.

II. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ БОЛОТНОЙ ЧЕРЕПАХИ, EMYS ORBICULARIS L

1. Об определении возраста у Emys. При исследовании роста черепах, собранных в природе, важно точно определять возраст каждой особи. Для Emys orbicularis и других черепах СССР, исключая Trionyx, прекрасным способом определения возраста является подсчет годовых колец на щитках carapax и plastron, впервые примененный

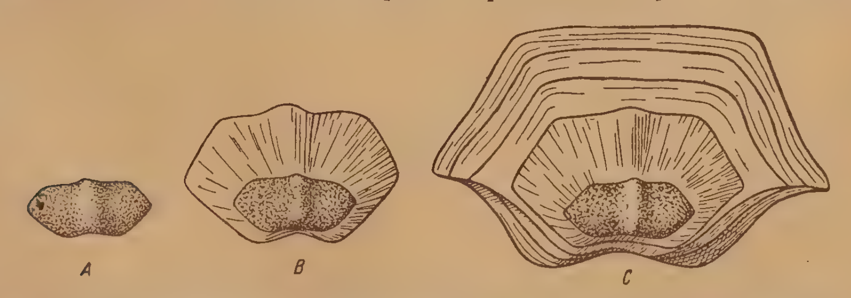


Рис. 7. Четвертый вертебральный щиток: A—новорожденной, B—годовалой. и C—четырехлетней черепахи (Emys europaea)

R. Cooker (1906) к террапину. Рис. 7 изображает четвертый вертберальный щиток черепах: A — только что вылупившейся, B — годовалой и C — четырехлетней. Годовые кольца хорошо заметны и разграничены резкими вдавлениями — отметками зимних периодов. Кроме того, щиток, с которым черепаха вылупляется, хорошо заметен в центре щитка взрослой благодаря своей неровной, как бы зернистой поверхности.

Принимая во внимание, что черепаха вылупляется осенью и за первую зиму кольца не откладываются, возраст (в годах) черепахи, пойманной летом или осенью, будет равен числу летних колец или числу зимних +1. Между двумя вдавленными зимними кольцами иногда появляются слабо выраженные вдавления, хорошо отли-

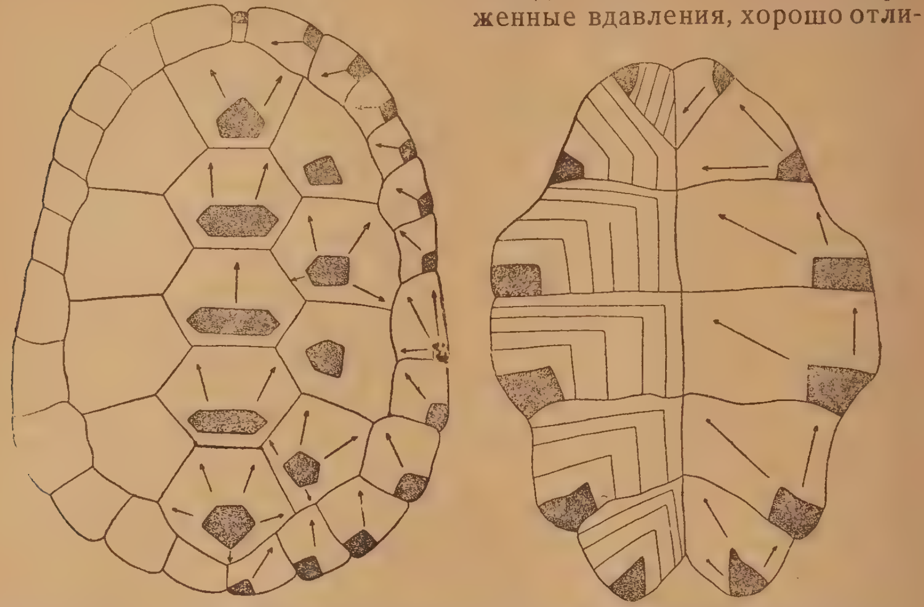


Рис. 8 и 8а. Положение эмбриональных щитков (Е) на панцыре взрослой Emys

чающиеся от истинных колец тем, что никогда не бывают полными. Интересно еще отметить, что большинство щитков растет неравномерно во всех направлениях, так что щиток, с которым черепаха

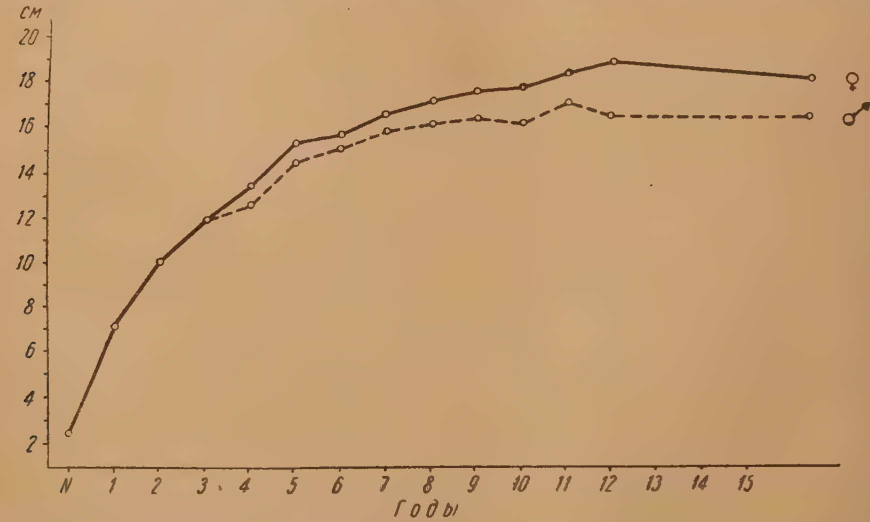


Рис. 9. Кривая роста Emys, построенная на основании средних размеров каждого возраста. Пунктир — ♂♂, сплошная линия — ♀♀

вылупляется, занимает на щитке взрослой эксцентрическое положение, как это ясно видно и из рис. 7. Направление роста различных щитков показано на рис. 8.

2. Размеры черепах различных возрастов. Материалом, на котором основаны нижеизлагаемые данные, послужили мне 532 черепахи,

заготовленные осенью (август, сентябрь) 1935 г. в окрестностях Одессы Зоомагазином Московского зоопарка. Результаты промеров и определений возраста приведены в табл. 1. Как видно, данные охватывают возраст от 1 до 12 лет, причем для первых 10 лет средние основываются на достаточно большом материале, так как на каждый из этих возрастов падает 20—40 промеренных индивидов. Средние длины, полученные для каждого возраста (с 4-го года—для самцов и самок отдельно), дают возможность построить кривую роста черепах (рис. 9) с одногодичного и до 12-летнего возраста. Размеры очень старых особей, возраст которых нельзя определить благодаря истертости щитков показаны: среднее для самок знаком ♀, среднее для самцов — знаком ♂. Можно думать, что их возраст равен приблизительно 18 — 20 годам или больше, так как у 16-, 17- и даже 19-летних особей возраст различается довольно легко.

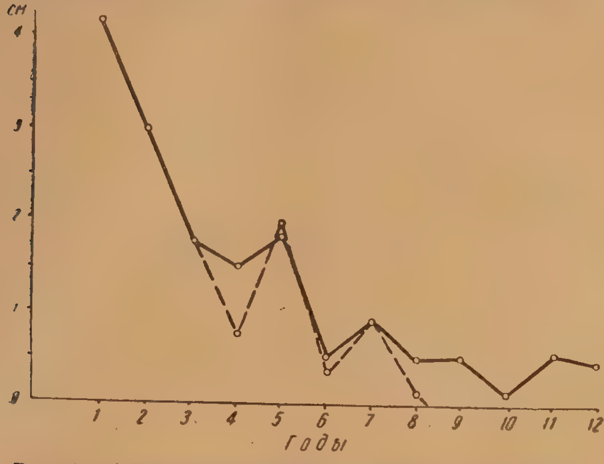


Рис. 10. Абсолютный прирост у Emys. Пунктир — ♂♂, сплошная линия — ♀♀

Средняя длина только что вылупившихся (помечены на оси абсцисс буквой N) получена из измерения 10 особей из разных пунктов Южной России, хранящихся в коллекциях Зоомузея МГУ, и приводится мною лишь для ориентировки. Кривая роста черепах, полученная таким образом, является типичной кривой роста с уменьшающейся скоростью. Это же подтверждает и кривая абсолютного прироста (рис. 10). Любопытно, что наступление половой зрелости не изменяет, повидимому, сколько-нибудь заметно роста животного.

Таблица 1. Сводная таблица данных статистической обработки материала по болотной черепахе (длина carapax)

	Самки и молодые (♀ + jv)					Самцы (♂)				
Возр. в годах	Число особ. n	Среднее M	Ошибка ± m	Станд. откл. ± σ	Абс. прирост	Число особей n	Средн. M	Ошибка ± m	Станд. откл. ± σ	Абс. прир.
(Новор).	(8)	(2,85)	—	—	—					
1	60	7,19	0,089	0,694	4	—	—			
2	34	10,20	0,088	0,[illegible]09	3,0					
3	27	11,79	0,132	0,693	1 8					
4	45	13,50	0,113	0,759	1,5	20	12.8	0,154	0,690	1,01
5	31	15,32	0,132	0.733	1,8	22	14,8	0,160	0 754	2,0
6	25	15,83	0,138	0 690	0,5	29	15,2	0,181	0.727	0,4
7	21	16,90	0,159	0.730	0,9	32	16,0	0,087	0,492	0,8
8	26	17,4	0,127	0,651	0,5	26	16,5	0,092	0,470	0,5
9	18	17,9	0,157	0.695	0,5	22	16.5	0.113	0,533	0,0
10	13	18,0	0,180	0,650	0.1	6	16,2	0,975	0,239	0 3
11	5	18 6	0,168	0,37	0,6	8	17,2	0,069	0,190	0,7
12	3	19,1	0,444	0,77	0,5	2	16,7			0,2
Оч. старые	10	18,7	0,213	0,674	—	17	16,9		0,583	—

Предел роста достигается к 16 — 20 годам, причем размеры самых крупных особей никогда не превышают 19,5 — 20 см (Никольский, 1907) (длина carapax). Сопоставление полученной кривой с приведенными выше кривыми роста Chrysemys и Malaclemmys приводит к выводу, что у всех этих трех черепах рост резко замедляется с возрастом (у нашего вида прирост 1-го года 4 см, 12-го — 0,5 см).

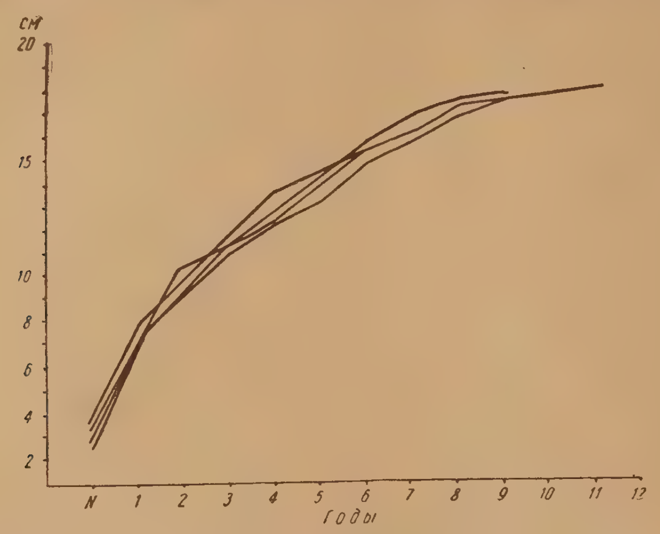


Рис. 11. Расчисленные кривые роста черепах Emys europaea

3. Мной было также произведено обратное расчисление роста из ширины годовых колец на щитках по методике, предложенной для рыб Эйнаром Ли (E. Lea).

Расчисление ведется по формуле $\frac{L_1}{L_2} = \frac{C_1}{C_2}$, где L_1 — искомая, L_2 — действительная длина черепахи, а C_1 — ширина щитка искомого возраста и C_2 — ширина щитка данного экземпляра.

Таблица 2. Расчисление размера для новорожденных и годовичков

№ п/п	Возр.	Размер в см	Оконч. велич. щитка в мм	Велич. щитка у новорожд. в мм	Размер новорожд. (расчисл.) в см	Величина щитка годовичка в мм	Размер годовичка (расчисл.) в см
1	3	9,2	16,6	4,8	2,7	12,0	6,6
2	3	9,8	16,5	5,0	3,0	13,0	7,9
3	3	19,0	19,0	5,4	2,5	13,8	6,4
4	3	10,2	19,0	5,4	2,9	13,0	6,9
5	3	9,8	18 0	5,8	3,1	12,8	6,9
6	4	10,7	20,0	5,5	2,8	14,5	7 3
7	4	10,4	20,0	5,4	2,8	13,7	7,0
8	4	10,5	19.5	5,0	2,7	12,8	6,9
9	4	10,7	23,0	5,0	2,5	13,0	6,0
10	4	10,2	20,0	5,1	2,6	13,5	6,8
11	6	15.8	24,5	5,0	3,2	11,4	7,3
12	9	18,0	28,1	4,2	2,7	11,2	7,7
13	9	18,2	27,0	5,2	2,8	10,5	7,0
14	11	18,3	28,0	5,4	3,5	12,8	7,8
					Средн. 2,8		Средн. 7,0

Так как щитки черепах, как показывает рис. 8, растут эксцентрически, то для расчисления брались промеры длины щитков в направлении, параллельном длинной оси тела.

Табл. 2 представляет размеры, которые имели черепахи при вылуплении и по достижении ими одного года; размеры вычислены для четырнадцати черепах в возрасте от 3 до 11 лет. Результаты вычислений весьма близко совпадают со средними, полученными для этих возрастов непосредственным обмером большого материала (например, средняя длина карапакса особей одного года по измерениям — 7,19, средняя из вычисленных — 7,0).

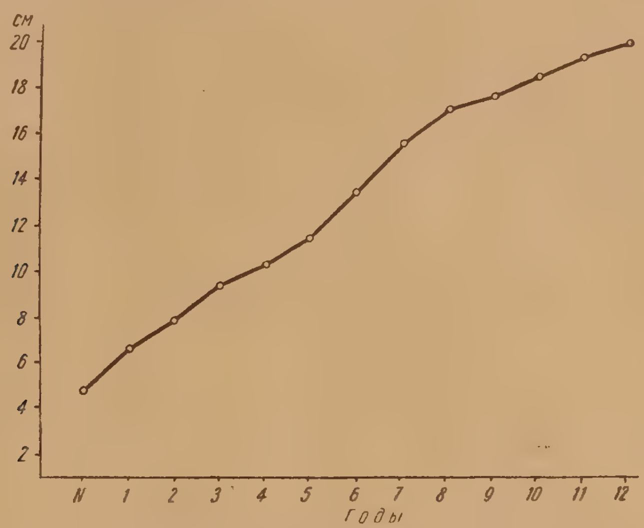


Рис. 12. Кривая роста Testudo ibera, полученная путем расчисления

Табл. 3 дает расчисление роста из обмеров различных щитков одной и той же черепахи. Данные, полученные расчислением из размера колец разных щитков, в общем хорошо соответствуют друг другу; так, для первого года — 5,5; 6,0; 5,4; 5,9; 6,5; для третьего года — 10,5; 10,2; 10,5; 10,7; 9,7; 10,9. Кривые роста, представленные на рис. 11, расчислены по кольцам на щитках 4 черепах (12-, 9-, 9- и 5-летней). Они близко подходят к кривой роста, полученной на основании промеров массового материала (рис. 9). Мной была сделана попытка проверки применения способа обратного расчисления к дру-

Таблица 3. Расчисление размера L по ширине колец на разных щитках одной и той же черепахи

Возр. по кольцам	Перв. позвон. щиток	L	Пятый позвон. щиток	L	Загривк. щиток	L	Праз. реберный (3-й)	L	Абдомин. щиток	L	Груд. ключ.	L
Новор.	5,2	2,4	6,4	3,0	1,7	3,5	3,9	2,6	4,0	2,6	2	2,9
1 год	12,3	5,5	13,4	6,0	2,6	5,4	8,0	5,4	9,0	5,9	4,6	6,5
2 „	17,5	7,8	18,0	8,7	3,4	7,1	13,8	8,8	12,5	8,1	6,0	8,4
3 „	22,2	10,5	21,1	10,2	5,0	10,5	15,7	10,7	15,0	9,7	7,6	10,9
4 „	25,6	11,6	24,0	11,6	5,5	11,6	17,0	11,6	17,8	11,6	8,1	11,6

гим видам черепах. Кривая, данная пунктиром на рис. 12, представляет результат обратного расчисления роста 12-летнего ♂ Testudo graeca (=ibera). Кривая резко отличается от полученных для Emys отсутствием замедления роста с возрастом. Однако некоторые данные, сообщенные мне Н. В. Шибановым, позволяют думать, что такой тип роста характерен для наших Testudo.

Стоит отметить, что размеры вылупившейся черепашки Testudo, полученные путем расчисления (5 см), хорошо соответствуют и размерам, полученным при измерении новорожденных черепашек из коллекции лаборатории морфологии и Зоомузея МГУ (4,9—5,2 см). Наконец, аналогичные измерения ширины колец и вычисления по ним размеров в предшествующем возрасте были мной произведены для североамериканской Chrysemys concinna (?), где вычисленный из измерений щитка годовичка размер новорожденной 27,9 мм хорошо совпал с истинным — 28 мм.

Приведенные факты, повидимому, говорят о применимости методики обратного расчисления роста по Э. Ли к тем из наших черепах, на щитках которых имеются годовые кольца. Можно также думать, что методика обратного расчисления применима к большинству тропических форм, впадающих в летнюю спячку, так как у них есть кольца на щитках. К видам, не имеющим колец на щитках (Trionyx, Chelone и др.), применение этого метода не будет возможным.

4. Выводы о постэмбриональном росте Emys europea. На основании непосредственного обмера массового материала, основываясь также на данных обратного расчисления роста из ширины колец на щитках, я могу сделать следующие выводы.

1. Болотная черепаха принадлежит к видам с непостоянной скоростью роста.

2. Рост черепах, весьма быстрый в молодости, постепенно замедляется и к 16 — 20 годам, повидимому, прекращается совершенно.

3. Половая зрелость (7—9 лет) не отражается резко на замедлении роста.

4. Предел роста достигается болотной черепахой в возрасте 16—19 лет, причем максимальная длина карапакса к этому времени не превышает 19,5—20 см.

III. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ РОСТ ЯЩЕРИЦ

а) Постэмбриональный рост скалистой ящерицы (Lacerta saxicola)

В одной из своих работ, находящейся в печати („К вопросу о динамике популяции у рептилий“, сборник „Экология и биоценология“), я уже имел случай остановиться на составе популяции у этого вида ящериц и поэтому здесь только повторю вкратце факты, которые понадобятся для уяснения характера роста интересующего нас вида.

Путем измерения более чем 170 особей скалистой ящерицы, пойманных с 10.VI по 1.VII (измерялась длина ящерицы от кончика носа до анального отверстия) на маленьком участке северного склона Бабуган-Яйлы (Крымский государственный заповедник), я установил, что популяция ящериц совершенно отчетливо делится по размерам на группы: 1) неполовозрелых и 2) половозрелых особей, разделенных большим промежутком. Вариационная кривая половозрелых в свою очередь оказывается явно двувершинной. Единственным удовлетворительным объяснением этой двувершинности, как показано в цитированной работе, является предположение, что вершина, со-

ставленная более мелкими особями, представляет группу уже половозрелых, но еще не полнорослых особей.

Три гистограммы, приводимые мной на рис. 13, дают изменчивость: 1) ящериц, измеренных в начале лета, с 8.IV по 1.V; 2) в середине лета, с 20.VI по 1.VII, и 3) в конце лета, с 8 по 20.VIII (все пойманы в одном районе: около управления Крымского государственного заповедника). Из них очевиден ход увеличения размеров у группы неполовозрелых ящериц, представители которой имели весной размеры около 30 мм, а в августе достигли 42—45 мм. Также и представители группы половозрелых, но „неполнорослых“ особей, имевшие весной 50—52 мм длины, в середине лета выросли до 54—56 мм, а к осени сделались неотличимы от последней группы — „половозрелых и полнорослых“, средние размеры которых не изменились сколько-нибудь заметно,

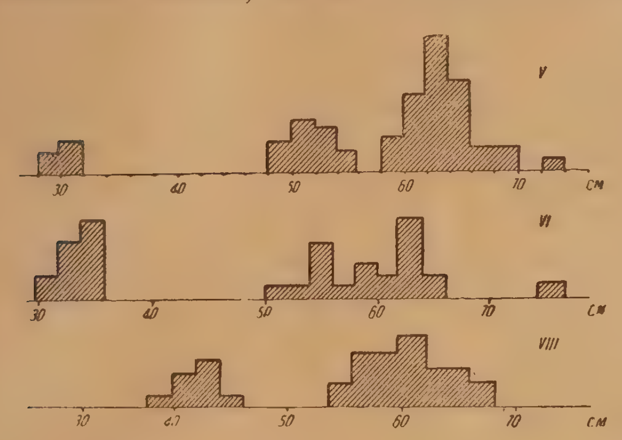


Рис. 13. Гистограмма размеров ящериц Lacerta saxicola в уловах: 1) с 8.IV по 1.V, 2) с 20.VI по 1.VII и 3) с 8 по 20.VIII 1935 г.

Наконец, упомянем, что вылупление молодых приходится на конец августа—начало сентября, причем свежевылупившаяся ящерица имеет около 25 мм в длину; на следующую весну около 31 мм, к концу лета около 48 мм, на следующую (вторую) весну около 51 мм и к концу второго лета жизни входят в группу половозрелых и полнорослых. Последняя, без сомнения, включает в себя ряд

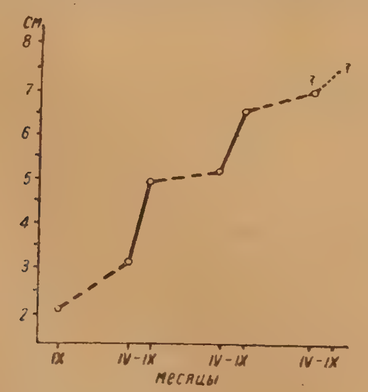


Рис. 14. Кривая роста скаловой ящерицы, Lacerta saxicola

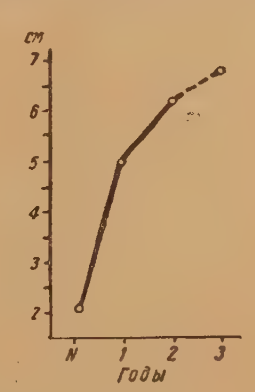


Рис. 15. Кривые роста скаловой ящерицы, Lacerta saxicola

возрастов, так как количество особей, ее составляющих, значительно превышает количество, особей предыдущего возраста.

То обстоятельство, что несколько возрастных групп сливается по размерам в одну неразделимую, в то время как более ранние возрасты разделены более или менее значительными разрывами, указывает на замедление роста с возрастом.

Если же иметь в виду, что в эту группу входят и особи более взрослые, чем мы их считаем, и поэтому приводимые для данного

возраста цифры несколько преувеличены, все же налицо замедление роста.

Кривая на рис. 14 составлена на основании изложенных данных, причем рост в течение зимы изображен точками, а периоды летнего роста—сплошными линиями. Из рассмотрения кривой видно, что во время спячки ящерицы почти или совсем не растут. Так как такой способ изображения отличается от принятого в приведенных выше кривых роста черепах и крокодилов, я построил вторую кривую (рис. 15), беря только размеры новорожденных и промеренных осенью годовичков, двухлеток и трехлеток.

Эта кривая, ясно показывает замедление роста с возрастом (прирост 1-го года—2 см, 2-го около 1,5 см, 3-го около 0,7 см).

б) Постэмбриональный рост такырной круглоголовки (Phrynocephalus helioscopus)

Материалом для суждения о росте этого вида мне послужили промеры (от конца морды до конца хвоста) такырных круглоголовок, сделанные Н. О. Ланге с 5.VI по 14.VIII. 1932 г. на станции Кизил-Арват (Туркменистан).

Половозрелые особи (рис. 16) не меняют в течение лета своих размеров сколько-нибудь заметно; все они по размерам колеблются между 10,5 и 12 см. (Примечание. Две особи, пойманные около 20.VII и 1.VII, показывают меньшие размеры, но, к сожалению, нельзя установить, произошло ли это за счет уменьшения длины хвоста вследствие облома или это просто недоросшие экземпляры.)

Молодые впервые появляются от 3 до 5.VII, причем их размеры при вылуплении колеблются между 5 и 6 см. Дальнейшие уловы показывают, что рост молодых идет чрезвычайно быстро, так что уже к середине августа наиболее крупные из них достигают размеров 9—9,4 см (то обстоятельство, что молодые размером от 5 до 6 см ловились в течение всего июля и даже в начале августа, объясняется растянутостью сроков кладки яиц у такырной круглоголовки).

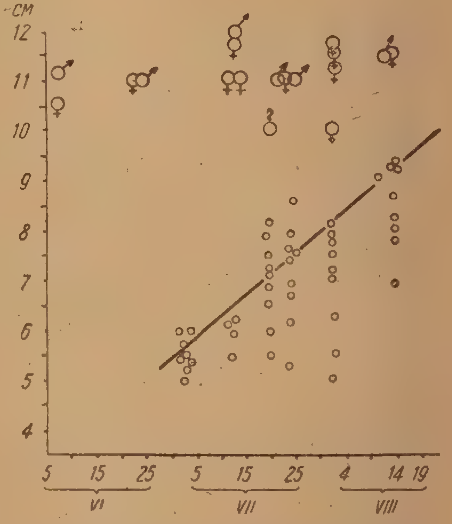


Рис. 16. Размеры особей Phrynocephalus helioscopus, пойманных в разные периоды лета

Таким образом, у обследуемой круглоголовки молодые вылупившиеся в начале июля и середине августа настолько приближаются по размерам ко взрослым особям, что почти несомненно, что за осень они становятся полнорослыми.

Повидимому, сходное явление наблюдается и у некоторых других мелких круглоголовок. Так, некоторый материал, имеющийся у меня по росту песчаной круглоголовки (Phrynocephalus guttatus), позволяет заключить, что и у этого вида рост молодых заканчивается в течение первого же лета их жизни.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Для видов, о которых нам известны более или менее детальные данные, охватывающие достаточные промежутки времени после рождения, именно Chrysemys (Агассиц, Пирс), Malaclemmys (Хильдебрант), Emys (мои данные) и таких, у которых, как у Lacerta и Phry-

nocephalus (мои данные), он длится сравнительно короткое время, можно считать доказанным, что скорость роста их в течение жизни изменяется в очень сильной степени. Однако есть веские основания предполагать, что и у других, менее полно изученных видов скорость роста также меняется весьма сильно. Мы вскользь уже упоминали, что по Дитмарс (1. с.) аллигатор достигает 3,5-метровой длины, т. е. величины взрослого ♂, уже к 15 годам, что при общеизвестной долговечности крокодила, несомненно, указывает на резкое замедление роста с возрастом. Рост молодых Caretta caretta, данные о которых, как мы видели, весьма несовершенны, также говорит, повидимому, об изменении скорости роста с возрастом. Имеются, наконец, некоторые указания, что и рост гигантских змей (Python), быстрый в первые 5—7 лет жизни, далее сильно замедляется. Следовательно, скорость роста подавляющего большинства рептилий не является постоянной и испытывает значительные изменения. (Примечание. Исключение составляет, быть может, только Testudo, с работами по росту которой автор не мог ознакомиться.)

По вопросу о характере изменения скорости роста данные гораздо беднее. Однако можно все же отметить, что для всех видов характерен чрезвычайно быстрый рост в первые годы жизни. Это подтверждают как данные о росте пресноводных черепах (Emys, Chrysemys, Malaclemmys), где размеры за первое лето жизни увеличиваются почти вдвое, так и материалы по росту трионикса, где максимальное приращение происходит между 1-м и 4-м годом (см. рис. 4). Данные о росте Caretta также указывают на очень быстрый ее рост в первые годы жизни.

Наконец, об очень быстром росте молодых крокодилов и питонов мы уже упоминали. Также говорилось о необычайно быстром росте обоих обследованных видов ящериц. Следовательно, быстрый рост рептилий в молодости является особенностью, типичной почти для всех видов рептилий; несомненно также, что с возрастом происходит его замедление.

У наилучше изученных пресноводных черепах—Emydinae—замедление роста идет весьма постепенно и понемногу приводит к полной его остановке. Особенно это хорошо видно из кривой роста Emys, (рис. 10) и кривой роста террапина (рис. 5). В отношении ящериц подобное замедление также достаточно очевидно. Данные о росте крокодила позволяют думать, что вслед за периодом довольно равномерного и быстрого роста наступает довольно резкое замедление, может быть, намечающееся положением двух последних точек на кривой. В отношении замедления роста у Caretta нельзя сделать никаких заключений. Таким образом, у большинства видов рептилий с возрастом постепенно падает скорость роста, что приводит к полной приостановке роста.

Половая зрелость не оказывает, по крайней мере у черепах и L. saxicola, резко снижающего действия на рост. В этом можно убедиться при рассмотрении графика роста Chrysemys (половозрелость на 5-м году), кривой роста болотной черепахи (Emys—половозрелость на 6—7-м году) и кривой роста террапина (Malaclemmys—половая зрелость на 5-м году). Также и из кривой роста скаловой ящерицы (Lacerta saxicola) видно, что половая зрелость (2-й год) не отражается резко на скорости роста животного. Зато у Phrynocephalus helioscopus наступление половой зрелости совпадает с остановкой роста.

В популярной литературе широко распространено мнение, что „рептилии растут в течение всей жизни", т. е. имеют рост неограниченный. Однако факты, приведенные нами, с полнейшей очевидностью говорят против такого утверждения, так как очевидно (у форм с детально изученным ростом), что постоянное замедление роста у

этих видов приводит к его полной остановке. Исключение как будто составляет Chrysemys, у которой Пирс (1. c.) считает возможным рост до 50-летнего возраста. Однако это указание, основанное на поимке одной, исключительно крупной черепахи (возраст ее исследователь определил „на-глаз)", мне кажется, следует подвергнуть сомнению. Косвенным доказательством малой вероятности беспредельного роста является следующее: во всех известных случаях чрезвычайного долголетия рептилий (сводку см. у Flower, 1925) особи, имевшие возраст в несколько десятков лет, не отличались особенно своими размерами.

Наконец, если бы беспредельный рост был широко распространен среди рептилий, мы, как ни малы шансы доживания большинства из них до большого возраста, неизбежно встречались бы в литературе со случаями нахождения отдельных гигантов. В действительности этого нет, и, несмотря на повышенный интерес к выдающимся своими размерами индивидуумам, мы не находим никаких указаний в литературе о подобных случаях. Таким образом, рост большинства достаточно хорошо изученных рептилий не является беспредельным (вопрос о Testudo оставляем открытым).

Мы установили следующие общие черты роста рептилий:

1. Постэмбриональный рост рептилий идет с непостоянной скоростью.

2. Очень большая вначале скорость роста с возрастом постепенно падает; у некоторых видов рост по достижении известного возраста прекращается совершенно.

3. Половая зрелость не отражается существенными изменениями на росте, который продолжается долгое время после ее наступления.

4. У большинства рептилий рост не беспредельный, длящийся всю жизнь, а ограниченный.

Перечисленные признаки, несомненно, указывают, что рост рептилий не имеет принципиальных отличий от роста других позвоночных, будучи, пожалуй, более сходным с ростом рыб, чем высших животных.

С рыбами его роднит медленность и равномерность затухания, общая значительная его продолжительность, отсутствие резкого перелома, накладываемого половой зрелостью на рост птиц и млекопитающих, и отчасти резко выраженная сезонность. Прекрасной иллюстрацией этой сезонности может служить график роста ящериц (Lacerta, рис. 14), где видно, что отмеченные пунктиром переходы зимней спячки сопровождаются почти полной остановкой роста животного. Вероятно, и на это указывает строение щитков, что сезонность имеется и в росте черепах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Agassitz, Contr. to the nat. Hist. of USA, II, 1856.—2. Benedetti D., Ist. zool. di Roma, 1925.—3. Булдовский, Труды Д. В. филиала А. Н., серия зоологическая. I, 1936.—4. Ditmars N. J., Zool Soc., Bull. XXII, 1919.—5. Ditmars N. J., Zool. Soc., Bull. XI, 1907.—6. Flower, Trans. Zool. Soc. Lond., 1925.—7. Hildebrand, Bureau of fisheries, 1060 Wash., 1929.—8. Hilderbrand, Journ. of Heredity, 24, 1933.—9. Hilderbrand a. Hatsel, Proc. Wash. Acad. of Sci., 1927.—10 Jerdon, Journ. As. Soc. Bengal., XXII.—11. Korschelt, Lebensdauer, Alter und Tod, 1927.—12. Lucas, Journ. Amer. Mus. N. H., XXII, 1922.—13. Mitsukuri, Bull. of Bureau of Fisher., XXIV, 1925.—14. Никольский, Определитель земноводных и пресмыкающихся, 1907.—15. Parker, Proceed. of Nat. Acad. of Sci., 1925.—16. Pearse.—17. Сергеев, Материалы по динамике популяции рептилий (в печати).—18. Токухиса, Ито, Новейшая хрестоматия по рыболовству, 1930 (Цит. по Булдовскому).—19. Townsend.—20. Voeltzkov, Abh. Senkenb. Nat. Gesellsch., 1899.

SOME MATERIALS TO THE PROBLEM OF THE REPTILE POSTEMBRYONIC GROWTH

by A. Sergeev

(Institute of Zoology, Moscow State University)

Summary

In the present work the writer gives a reviw of literature together with an account of his own observations concerning the post-embryonic growth of reptiles, carried out on Emys europea. About six hundred individuals of that species were collected in the region of Odessa and subsequently measured by the writer, their age being determined according to the number of rings on the carapace shields (see fig. 7). The measurments are recorded in table 1. Lenght of Carapax

On the ground of mean dimensions of each group (taken separately for males and females the age of four years) a curve represented on fig. 8 was drawn which shows a decrease of growth intensity with age in Emys and a certain similarity with growth curves of Chrysemys (fig. 6), particularly with those of Malaclemmys (fig. 5).

In working on Emys europea, the writer has applied the method of reciprocal computation of dimensions from the width of rings on the shields (E. Lea's formula). Table 2 gives the calculated dimensions of new born and one year old individuals according to the shields of various turtles, which are in good agreement with empirical data. Figure 11 represents calculated growth curves of four adult turtles, closely corresponding to the curve secured by means of measuring mass material. Both the table and curves confirm the adequacy of the method described in studying the growth of Emys.

A few data relating to the growth of Lacerta saxicola were obtained as the result of an analysis of the variation curve of some specimens of that species caught simultaneously in the same place (see fig. 13).

The lizard population segregates into definite age groups, which allows to build a growth curve of this species (fig. 14 and 15).

Finally, figure 16 gives an idea as to the growth of Phrynocephalus helioscopus completed within one season.

On the ground of data from literature and of his own observations, the writer is led to draw the following conclusions, regarding the post-embryonic growth of reptiles:

1. The post-embryonic growth of reptiles proceeds at a variable rate.
2. Being very high at its beginning, the rate of growth is seen to decrease gradually with age, in some species the growth ceases completely on reaching a certain age.
3. Sexual maturity does not affect the growth by inducing some essential changes, for it continues a long time after maturity is attained.
4. In most reptiles the growth instead of lasting indefinitely in the course of the whole life proves to be limited.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СУСЛИКОВ ВИДА CITELLUS PYGMAEUS PALL. В ПРЕДЕЛАХ ОРДЖОНИКИДЗЕВСКОГО КРАЯ

В. П. Бабенышев, Н. Б. Бируля, Б. Д. Беседин, Ф. З. Голосовская, А. Н. Егоров, И. Г. Иофф, П. А. Янушко

1. ВВЕДЕНИЕ

Вредоносная деятельность сусликов, а также и их эпидемиологическое значение потребовали в последние годы организации планомерной борьбы с ними.

При этих работах, конечно, проводятся обследования и учет площадей, заселенных сусликами, но ввиду того, что борьба проводится только в части районов, где суслики представляют особенную опасность, собираемые материалы не дают исчерпывающих сведений о распространении сусликов по краю в целом. Специально же и систематически границы распространения сусликов на Северном Кавказе изучались очень мало. Первое обследование такого рода было проведено в 1913 г. Ставропольским энтомологическим бюро[1]. Второе обследование границ распространения сусликов на Северном Кавказе было проведено Северокавказской Крайстазра под руководством П. А. Свириденко в 1925—1927 гг. Составленная карта была издана в работе П. А. Свириденко 1927 г.[2] За последующие годы опубликованных материалов по данному вопросу не имеется[3]. Учитывая это, Орджоникидзевская противочумная станция включила в план работ 1935 г. обследование границ основного массива сусликов в степной части Орджоникидзевского края к настоящему времени.

Задачей нашего обследования было установление только южной и юго-западной границы ареала сусликов, так как на севере и востоке массив сусликов нашего края сливается с общим ареалом распространения сусликов в Калмыцких и Сальских степях, в Дагестане и т. д.

Метод работы заключался в следующем: сообразуясь с имеющимися литературными данными и отдельными указаниями с мест, намечались пункты по предполагаемой границе распространения сусликов, которые необходимо проверить и уточнить в процессе обследования. Посещая те или иные пункты, обследователь путем опроса местных работников (МТС, Райзо, заготпунктов Союзпушнины, колхозников и пастухов) по возможности уточнял искомую границу. Затем обследователь лично устанавливал наличие сусликов или следов их присутствия. Установив наличие грызуна в данной

[1] К. Я. Пирковский, Результаты обследования губернии в отношении зараженности ее сусликами, Отчет о деятельности Ставропольского энтомологического Бюро. 1913 г. Изд. деп. земл. СПБ, 1914 г.

[2] П. А. Свириденко, Распространение сусликов в Северокавказском крае и некоторые соображения о происхождении фауны Предкавказских и Калмыцких степей, Изв. Северокавказской Крайстазра, № 3, 1927.

[3] После окончания и сдачи в печать этой работы нам стала известна работа В. К. Романовой, Распространение сусликов в степях Предкавказья („Итоги научно-исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1935 г.“, Ленинград, 1936). К сожалению, граница распространения сусликов в этой работе описана лишь в самых общих чертах.

местности, обследователь двигался в направлении, где предполагалось отсутствие сусликов. Дойдя до пункта, где суслики не встречаются, обследование продолжалось вдоль границы. Крайние точки встречаемости сусликов фиксировались на крупномасштабной карте.

2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УЧАСТКОВ РАБОТЫ

От границ с Азово-Черноморским краем до реки Большой Егорлык, протяжением около 60 км, обследование производил Ипатовский противочумный пункт силами зоолога П. А. Янушко и врача Ф. З. Голосовской. От реки Большой Егорлык до железнодорожной ветки Ворошиловск—село Петровское обследование проводил заведующий Петровским противочумным пунктом врач А. Н. Егоров. Границу от железнодорожной ветки Ворошиловск—село Петровское до села Саблинское, всего около 130 км, обследовал зоолог Краевой противочумной станции Н. Б Бируля. Кроме того, от реки Калаус до села Саблинское провел обследование зоолог Арзгирского противочумного пункта В. П. Бабенышев, который обследовал также Минераловодский и Александровский районы и на участке между Саблинское, Минеральные воды и Георгиевск сусликов не обнаружил. От села Александровское до села Воронцово-Александровское было проведено обследование зоологами В. П. Бабенышевым и Б. Д. Бесединым, а от села Воронцово-Александровское до села Березкино—Б. Д. Бесединым. В составлении плана работы, инструкций обследователям и настоящего отчета участвовали Н. Б. Бируля, Б. Д. Беседин и И. Г. Иофф.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ОБСЛЕДОВАНИЯ

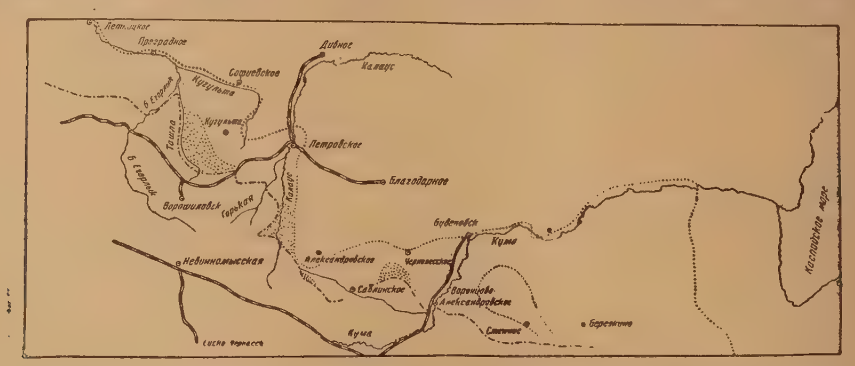
На нашей карте нанесена как граница распространения сусликов по данным обследования П. А. Свириденко за 1925—1927 гг., так и граница по данным нашего обследования. Первая показана штриховой линией, идущей от села Летницкое, по реке Егорлык, через селения Привольное, Медвежье, Преградное и Ново-Дмитриевское, дальше по р. Б. Кугульта через села Софиевка и Золотаревка к селению Кугульта. Отсюда граница резко поворачивала на восток в сторону села Петровское, которое она обходила с севера вблизи села Шведино, после чего граница снова резко поворачивала к югу и поднималась вверх по реке Калаус до села Александровское. Местами граница близко подходила к реке Калаус, но еще не соприкасалась с последней. От села Александровское граница поворачивала в сторону села Новоселицы и Чернолесское на г. Буденовск (Прикумск), отсюда по левому берегу реки Кума шла через села Левокумское, Урожайное, Величаевка до места пересыхания устья реки, где граница поворачивала к югу на ставку Терекли Мектеб и проходила к Кизляру. На землях сел Никольское, Ольгино (к юго-востоку от г. Буденовска) была установлена изолированная колония сусликов; на нашей карте она также обведена штриховой линией.

Граница, установленная нами в 1935 г., нанесена на карту черной пунктирной линией. Она начинается от границы с Азово-Черноморским краем километров на 50 южнее села Летницкое, идет на восток до хутора Баклановский, затем поворачивает на северо-восток до села Безопасное, где резко поворачивает на юг и проходит до села Московское по реке Ташла. Дальше, постепенно изгибаясь на восток, идет через село Пелагиада до села Спицевка и реки Горькая, поворачивает на юг и идет через село Сергиевка, затем между Круглолесское и Александровское, не доходя до реки Средней Карамык, поворачивается к востоку в 10 км восточнее села Нагуты, идет на село Саблинское. Отсюда поднимается на северо-восток по направлению села Чернолесское и, не доходя до него километров 25, поворачивает на юго-восток. Проходит через реку Кума на 12—13 км выше села Воронцово-Александровское и идет до села Соломенка (Степновского района) и дальше уходит в Дагестан в направлении южнее села Березкино. Дальше обследование нами не проводилось.

Колония в районе сел Никольское и Ольгино, отмечавшаяся в 1925—1927 гг. Свириденко как изолированная, в настоящее время

слилась с общим массивом и как самостоятельная колония больше не существует. Что касается колонии сусликов, находящейся к югу от реки Терека и горных колоний—в Осетии, Балкарии и Карачае, то они не входили в район нашего обследования.

В процессе обследования путем опросов были выявлены места, недавно заселенные сусликами, а также такие места, в которых суслики встречались еще год-два назад, а теперь отсутствуют; повидимому, сюда суслики в небольшом числе периодически забегают; на нашей карте такие места (близ границы сусликов) покрыты точками. В некоторые годы суслики как бы наступают, а затем снова отступают от вновь занятых ими земель. Повидимому, они оставляют не всю вновь занятую территорию, а только часть ее. Через некоторый период суслики снова продвигаются в глубь края, а отступая закрепляют за собой еще часть освоенной ими полосы. Таким об-



Карта распространения малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) в степях Орджоникидзевского края (нанесена юго-западная граница ареала по данным 1927 и 1935 гг., места периодических забегов единичных сусликов отмечены точками)

разом, в последние десятилетия происходит заметное расширение границ распространения вида. Быстрота, с которой суслики заселяют те или иные угодия, зависит от степени пригодности этих угодий для обитания сусликов. Так, в районе села Александровское, где местность носит сильно пересеченный характер и изобилует кустарниковой, а местами и лесной растительностью, суслики продвинулись весьма незначительно со времени обследования Свириденко (1925—1927). В ряде других районов (Медвеженский, Кугультинский, Петровский) суслики продвинулись довольно далеко и там закрепились. Местами продвижение их за истекшее время (не более 10 лет) достигло 50 км.

По всей линии обследования особенно заметно продвижение сусликов вдоль рек, например, вдоль левого берега рек Б. Егорлык, Калаус, Кума, вдоль правого берега реки Ташлы и др. Повидимому, при расселении сусликов даже небольшие реки первое время являются некоторым препятствием продвижению грызунов. Они продвигаются вдоль реки до мест, позволяющих легко перейти на другой берег или обойти ее. Так происходит, повидимому, с рекой Калаус. Суслики продвинулись на правом берегу до мест, легко переходимых, и начали заселять левый берег реки.

Продвижение границы распространения сусликов в нашем крае идет в основном в юго-западном направлении. Заселяются многочисленные в этих местах целинные, находящиеся под выпасом скота склоны. Каменистые и осыпающиеся склоны, как и распаханные поля, заселяются слабо.

Численность популяции сусликов, повидимому, подвержена колебаниям, то сильно возрастая, образуя волну размножения, то снова

значительно уменьшаясь. Конечно, амплитуда этих колебаний значительно меньше, чем у мышевидных грызунов. По собранным нами сведениям о заходе сусликов за последние годы, можно сказать, что особенно заметно они продвинулись в глубь края до 1932 г. После этого количество сусликов начало сильно уменьшаться. К 1935 г. очистились многие места, заселенные сусликами в 1932 г.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обследования выяснилось, что по сравнению с данными 1925—1927 гг. суслики продвинулись в глубь края особенно далеко в следующих районах: Медвеженском, Труновском, Шпаковском—здесь они продвинулись километров на 20—30 в среднем. В верховьях реки Калаус суслики продвинулись только на 5—15 км. В результате расселения сусликов оказались зараженными районы, где их раньше не было: Ворошиловский (б. Ставропольский), Курсавский, Нагутский и Минераловодский. Дальнейшее продвижение сусликов в юго-западном направлении, судя по характеру стаций, наиболее вероятно в районах Курсавском, Нагутском и Минераловодском, в верховьях притоков реки Кумы, протекающих здесь (река Карамык и др.), а также в восточной части Янкульской степи.

В дальнейшем должно быть учтено то серьезнейшее влияние на ареал сусликов, которое должны оказать проводимые работы по сплошному уничтожению этих грызунов на громадных территориях, а также распашка земель в связи с подъемом социалистического сельского хозяйства и начинающиеся гидротехнические работы по обводнению Ставропольских степей. Несомненно, что работа по изучению динамики ареала сусликов должна быть продолжена и в особенности с учетом только что перечисленных факторов.

THE DISTRIBUTION OF THE GROUND-SQUIRREL (CITELLUS PYGMAEUS PALL) WITHIN THE ORDJONIKIDZE'S DISTRICT

by V. P. Babenyshev, N. B. Birulya, B. D. Besedin, F. Z. Golosovskaya, A. N. Egorov, I. S. Ioff, P. A. Janushko

Summary

In 1935, the writers of the present work investigated the southern limit of the ground-squirrel distribution in the North Caucasus from the confines of the Azof-Black-Sea district as far as the village Berezkino (south of the river Kuma). The map of the limits of the ground-squirrel distribution, plotted by P. A. Sviridenko and published in 1927, served as a material for comparison. The investigation showed, that in the course of ten years, from 1925 till 1931, ground-squirrels had advanced everywhere in south-western direction. The change of the southern limit of their distribution area took place by jumps during these years: they were found now to occupy a new territory, now to recede, but each time, however, securing for themselves a small part of the strip of land occupied by them along their southern limit. As a result of such jump-like alterations of their area limits, the ground-squirrels moved on for 5—50 km. to the south-west in ten years. Such a spreading becomes particularly marked along rivers. The latter, paraller to the direction of movement, may create an obstacle, in which cases ground-squirrels follow the river course until they reach such spots where they can easily cross the stream or otherwise they have to turn it round.

When occuppying a new territory, ground-squirrels, first of all, populate untilled sides of ravines, serving as cattle pastures. Stony crumbling slopes, as well as arable lands get but slightly populated.

The above work dealing with the study of changes in the area of the ground-squirrel distribution will be resumed.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ К БИОЛОГИИ КОЛОНКА (KOLONOCUS SIBIRICUS PALL.)

Н. П. Лавров

Из Московской биологической станции Союззаготпушнины

Московская биологическая станция Союззаготпушнины в течение двух лет (1934—1935) вела работу по изучению колонка. Исследования коснулись следующих моментов: 1) современного географического распространения в СССР, 2) стационарного распределения, 3) размещения запасов, 4) степени осваиваемости запасов и путей ликвидации недопромысла, 5) колебания численности популяции колонка и причин их определяющих и 6) кормового режима. Результаты этих исследований частично приводятся в данной работе.

Границы ареала колонка являются транзитивными, прогрессирующими. Несмотря на существование напряженного промысла на периферии ареала и сильное изменение природных условий в сторону, часто неблагоприятную для колонка, область его распространения расширяется „на наших глазах". Проследить расселение этого биологически стойкого и экологически пластичного животного во времени и пространстве не представляется возможным. Мы не располагаем исчерпывающими историческими документами, освещающими этот процесс. Имеющиеся отрывочные указания, приведенные ниже, касаются лишь двух последних веков.

Акад. П. С. Паллас в своих путешествиях 1770—1772 гг. по Южному Уралу и Западной Сибири впервые упоминает о колонке, будучи на Алтае. Он считал западной границей распространения этого зверька Енисей. То же впечатление остается от слов Э. Балиона (1806), который писал: „...колонок, кулонок и красик, первые два названия, зашедшие к нам из Сибири, в восточной части которой это животное водится..." По Ю. Симашко (1849), колонок встречался только в Восточной Сибири, доходя на запад до Енисея и Алтая. С другой стороны, по данным 1829 г., интересующий нас хищник отмечался уже далеко к западу. И. Двигубский писал, что колонок водился по лесистым местам северо-восточной Сибири, около Байкала, Оби, Енисея, Иртыша и к северу до 60°.

В середине XIX столетия к западу от Енисея колонок, несомненно, встречался, но не имел лишь промыслового значения, а потому мало обращал на себя внимания. В приказе Томского губернского совета главного управления говорится о приемочных ценах 1842—1844 гг. на рухлядь (пушнину Н. Л.). При этом в списке зверей колонок не значится. Э. Эверсманн (1850) границей (юго-западной части ареала) распространения колонка считал крепость Звериноголовскую, расположенную примерно на 65 меридиане от Гринвича. Л. П. Сабанеев с 1868 по 1872 г. не встречал колонка на пространстве от Богословских заводов до северных уездов б. Оренбургской губ. Не указывается на его присутствие в Среднем Урале и Пермской губернии и в статье Малахова 1887 г. Естественно, в более ранних работах (Рычков, Топография оренбургская, 1762; Северцов, Звери Приуральского края, 1861 и т. д.) о колонке ничего не говорится.

По мнению В. Е. Ушакова, колонок перешел Уральский хребет в конце XIX столетия. В 1900 г. вид этот встречался уже в б. Пермском, Оханском и южных районах Соликамского уезда. П. В. Сюзев (1911) включает колонка в список зверей, водящихся в Чердынском уезде. На территории Артинского района Свердловской области, а также в Бурзянском районе Башкирской АССР он появился в 1911 г. (сообщение корреспондентов). В Сарапульском уезде в 1914 г. колонка не было. В 1925/26 г. отмечена „волна" дальнейшего продвижения колонка на запад. В 1925 г. один экземпляр был добыт в б. Сочневской волости, ныне Кировской области. „Массовое" появление колонка в тот же период зарегистрировано в Татарии. Возможно, до этого года он здесь не встречался, хотя, по словам старых охотников, колонок попадался и прежде, лет 15 назад, но был крайне редок. По сведениям, полученным от корреспондента, в Косинском районе Свердловской области он появился впервые в 1926 г. По данным А. Н. Формозова, в 1927 г. добыли 3 колонков у деревни Дряблово Шарьинского района Горьковского края. Примерно в 1928 г. одного колонка поймали у деревни Прудовки (бассейн реки Какши). Известны случаи его добычи в промысловый сезон 1931/32 г. на левом берегу реки Ветлуги в районе Красных Баков. В 1932 г. впервые колонок отмечен в Мелекесском районе Куйбышевской области. Здесь было добыто два экземпляра (сообщение охотоведа Дорохотова).

Одновременно колонок расселяется к югу и северу. К сожалению, материалы, освещающие продвижение в этих направлениях, еще более скудны.

Примерно в 1890 г. колонок впервые появился на правом берегу верхнего течения Иртыша. Плотников пишет: в 1878 г. его не было южнее Омска; сейчас он здесь встречается. В Петуховском районе Челябинской области зверек появился недавно, его стали добывать там с 1927/28 г. Оренбургский корреспондент Писчаскин (охотник-любитель, ведущий дневник охоты с 1903 г.) сообщил, что в окрестностях Оренбурга впервые он добыл колонка в 1905 г. в березовом колке на расстоянии 50 км от города. В последующие годы ему неоднократно приходилось наблюдать шкурки этого зверька, добытые здесь же охотниками. В 1936 г. колонок появился в Илецком р. (сообщение Дараскевича).

В Сургутском крае, на правом берегу Оби, в 1897 г. колонка не наблюдали. Сейчас он считается там обычным зверем. В Туруханском крае колонок обилен „и как будто расширяет свой ареал к северу" — пишет Н. П. Наумов. Этот автор указывает колонка для верховьев Оленька и Вилюя. Маак же в конце XIX столетия его здесь не обнаружил. Есть указание от 1934 г. о нахождении колонка севернее Верхоянского хребта. Раньше этот хребет считали северной границей распространения вида в данном районе. В Аянском районе ДВК появился в 1920 г.

Приведенными материалами исчерпываются сведения по расселению колонка. Учитывая эти данные, имеем следующую картину современного ареала распространения колонка в СССР.

На пространстве от Владивостока до Алтая, точнее до озера Маркакуль, колонок, повсюду выходит за пределы Союза. К западу южная граница ареала проходит уже через нашу территорию. Зверек встречается по р. Курчум. Затем, граница, огибая Кулундинскую степь, идет по р. Иртышу примерно до Омска. На левом степном берегу, в пределах Восточно-Казахской области, колонка не знают. В незначительном количестве он встречается и заготовляется в Омской области по левую сторону Иртыша и по Ишиму в Мамлютском, Пресновском, Булаевском и Ленинском районах Казахской

ССР. Далее южная граница проходит через северные части Петуховского, Усть-Уйского, Троицкого и Кочкарского районов Челябинской области. Южнее, например, в Варненском и Нагайбокском районах той же области, охотники колонка уже не знают. На запад отсюда он начинает попадаться снова в Верхнеуральском и Саткинском районах.

По Уральской возвышенности колонок далеко спускается к югу. С. В. Кириков включает его в список млекопитающих Зиянчуринского района Башкирской АССР. По словам этого исследователя, зверек изредка встречается по р. Уралу возле ст. Губерлинской в 50 км на запад от Орска. Выше мы отмечали о наличии колонка в окрестностях Оренбурга и в Илецком р. В 1933 г. С. С. Фолитарек наблюдал его по р. Деме в Киргиз-Миякском районе Башкирской АССР. Очевидно, он встречается в верховьях этой реки и р. Салмыш в пределах Шарлыкского района Оренбургской области, где ежегодно его добывают в количестве нескольких экземпляров. Конечной юго-западной точкой ареала нужно считать Мелекесский район Куйбышевской области.

Западная граница распространения проходит примерно следующим образом. В пределах Татарии изредка попадается в Первомайском, Акташском и Шереметьевском районах (со слов В. И. Тихвинского). Севернее Камы обитает всюду к востоку от реки Вятки, захватывая прилегающие части Удмуртской АССР. Далее к северу граница неясна. В 1925 г. один экземпляр был добыт в б. Сочневской волости. По данным А. В. Федосова, несколько лет назад колонка наблюдали на левом берегу верхнего течения р. Сысолы на границе Синегорского района (45). А. Н. Формозов, со слов охотников, указывает на случай нахождения колонка в Шарьинском и Краснобаковском районах Горьковской области. На той же широте в пределах Свердловской области колонок обитает в районах, ограниченных с трех сторон Камой. Представляет исключение Верещагинский, может быть, и прилегающие к нему районы, где, по сообщению корреспондента, вид этот отсутствует. Встречается в б. Чердынском уезде, но неизвестно, есть ли он в „углу“, образуемом реками Камой и Колвой. Изредка хищник попадается в верховьях Печоры по ее притоку Илычу, а также по р. Ляпинь (личное сообщение С. Н. Корчева).

На восток отсюда северная граница ареала проходит так: в Березовском и Сургутском районах колонок достигает 63° северной широты. В 1931 г. остяки-охотники передавали мне, что зверек этот встречается в верховьях р. Сабуна (приток Ваха). Несомненно, данная точка не является северным пределом распространения. Несколько восточнее он попадается значительно севернее, именно у с. Сидоровского и в вершине р. Турухана. По Енисею отмечен возле ст. Хантайки (68°15′). Далее граница проходит в районе озер Хантайское и Кэта и через южную часть озера Пясино. По данным Н. П. Наумова, встречается в вершине Курейки, редок в верховьях Кочечумо, где не переходит на левый берег; р. Туру (левый приток Кочечумо) является его северным пределом в этом участке ареала. Попадается изредка в вершине Оленек; в 1928/29 г. наблюдали один след в верховьях Вилюя. Колонок обнаружен в пойме р. Тюни — северный приток Вилюя. В бассейне последнего северная граница проходит между 64 и 65° северной широты. На восток от р. Лены изредка встречается севернее Верхоянского хребта. В устье Алдана его еще промышляют, но, по р. Дулгалак, он уже неизвестен. Нет его и севернее Колымского хребта. Эти данные подтверждаются отсутствием колонка в списке заготавливаемых зверей по этому району.

Северная граница ареала колонка по побережью Охотского моря неизвестна. К. А. Воробьев указывает таковой 62° северной широты, т. е. район Гижигинской губы (6). Корреспондент, заведующий пуш-

ной секцией Наяханского комбината, сообщил, что на пространстве от Гижиги до Олы и вглубь тайги до р. Колымы колонок не встречается. Нет его также в районе Ногаево. По словам С. П. Наумова, по правую сторону р. Уды, в районе одноименной губы, колонок весьма обыкновенен. Таким образом, северная граница проходит где-то между Удской и Тауйской губами.

Кормовой режим колонка изучен слабо. В отечественной литературе фактический материал по данному вопросу имеется лишь в двух работах (16, 8).

Автором исследовано 169 желудков (из них 109 с кишечниками), собранные зимой 1934/35 г. в ряде районов. Результаты анализа содержимого желудков, произведенного обычным способом[1], сведены в табл. 1.

Таблица 1. Сводная таблица по питанию колонка (сборы 1934/35 г.)

Вид пищи	Число встреч.	%
Млекопитающие (Mammalia)	106	90,6
Водяная крыса (Arvicola amphibius L.)	17	14,5
Полевка красная (Evotomys rutilus Pall.)	15	12,8
Полевки рыжие, ближе не определенные (Evotomys sp.)	8	6,8
Полевка экономка (Microtus oeconomus Pall.)	1	0,86
Полевка обыкновенная (Microtus arvalis Pall.)	2	1,7
Полевка монгольская (Microtus mongolicus Radde)	1	0,86
Полевка пашенная (Microtus agrestis Pall.)	1	0,86
Полевки серые, ближе не определенные (Microtus sp.)	7	6
Мышь лесная (Apodemus sylvaticus L.)	2	1,7
Мышь-малютка (Micromys minutus Pall.)	1	0,86
Цокор алтайский (Myospalax myospalax Laxm.)	9	7,7
Хомяк (Cricetus cricetus L.)	1	0,86
Мышевидные, ближе не определенные (Muridae)	16	13,7
Тушканчик большой (Alactaga jaculus Pall.)	6	5,1
Белка (Sciurus vulgaris L.)	1	0,86
Бурундук (Eutamias asjaticus Gm.)	1	0,86
Суслик краснощекий (Citellus erythrogenys Br.)	1	0,86
Заяц-беляк (Lepus timidus L.)	5	4,3
Землеройка (Sorex sp.)	10	8,1
Крот (Talpa europaea L.)	6	5,1
Хорь белый (Putorius eversmanni Less.)	2	1,7
Млекопитающие, ближе не определенные	9	7,7
Птицы (Aves)	20	18
Рябчик (Tetrastes bonasia L.)	3	2,5
Перепел (Coturnix coturnix L.)	1	0,86
Воробьиные (Passeriformes)	12	10,2
Курица	1	0,86
Птицы, ближе не определенные	3	2,5
Рыба (Pisces)	3	2,5
Амфибии (Amphibia)	1	0,86

Тремя станциями (Западносибирской, Волжско-Камской и Московской) в общем итоге изучено содержимое 327 желудков, добытых в ряде районов в течение нескольких промысловых сезонов. Ниже приводится сводка всех имеющихся материалов без деления их по годам ввиду малого количества данных. Чтобы оттенить значение отдельных видов корма в различных местах обитания колонка, материалы по питанию разделены на 5 групп соответственно районам. Последние различны по физико-географическим признакам и видовому составу биоценозов, членом которых является колонок[2].

I. Лесостепь европейского типа (Татарская и Башкирская АССР). Кормовой режим колонка этого района характеризуют данные

[1] О методике обработки см. в работе Григорьева, Теплова, Тихвинского, Материалы по питанию некоторых промысловых зверей Татреспублики, Работы Волжско-Камской биостанции, т. I, 1931.

[2] Подразделения произведены по Бергу и Сукачеву.

Волжско-Камской биологической станции и материалы, полученные автором в 1934/35 г.

II. Лесостепь западносибирского типа. Материалы по кормовому режиму колонка данного района (в административном понятии сюда входили б. Омский и Н. Сибирский округа) заимствованы у Зверева. Кроме того, использованы наши сборы, произведенные в 1934/35 г. в Шадринском районе.

III. Полоса горных лесов алтайско-саянского типа и лесостепь западносибирского типа. Материалы 1934/35 г. получены из Зыряновского района Казахской ССР.

IV. Кедрово-болотистая и урмано-болотистая подзоны западносибирской тайги. Желудки собраны в 1934/35 г. в Кондинском и Колпашевском районах.

V. Восточносибирская тайга. Материалы получены в 1934/35 г. из Иркутского, Слюдянского и Б. Муртинского районов.

Учитывая неравноценность кормов, в сводной таблице введен в качестве коррективы весовой показатель. Оценка значения зверьков в кормовом режиме колонка производится с учетом массы их тела. Условной эквивалентной единицей взят средний вес красной полевки

Таблица 2. Средние веса животных, поедаемых колонком, приняты следующие [1]

Название вида	Средний вес в г	Кто производил взвешивание и где
Белка (Sciurus vulgaris L.)	290	В. Г. Стахровский, Московская область
Хомяк (Cricetus cricetus L.)	250	Н. И. Калабухов, Орджоникидзевский край
Большой тушканчик (Alactaga jaculus Pall.)	250	То же
Красная полевка (Evotomys rutilus Pall.)	23	Н. П. Лавров, Нарымский край
Полевка обыкновенная (Microtus arvalis Pall.)	20	Н. П. Наумов, Бердянский район УССР
Полевка-экономка (Microtus oeconomus Pall.)	30	Н. М. Дукельская
Полевка пашенная (Microtus agrestis L.)	20	То же
Мышь лесная (Apodemus sylvaticus L.)	20	Д. М. Вяжлинский, Московская область
Мышь-малютка (Micromys minutus Pall.)	7	То же
Цокор алтайский (Myospalax myospalax Laxm.)	327	А. Перменев, Зыряновский район Казахской ССР
Джунгарский хомячок (Phodopus songarus Pall.)	35	Н. И. Калабухов
Землеройка (Sorex araneus L.)	9	Н. П. Лавров, Московская область
Водяная крыса (Arvicola amphibius L.)	95	М. Д. Зверев, Западная Сибирь (17)
Бурундук (Eutamias asiaticus Gm.)	89	С. С. Донауров и В. П. Теплов, Теплов, Татарская АССР (12)
Суслик краснощекий (Citellus erythrogenys Brandt.)	713	Приравнивается к весу рыжеватого суслика. Вес последнего определен В. И. Тихвинским, Татарская АССР
Крот (Talpa europaea brauneri Sat.)	83	С. С. Фолитарек, УССР
Кутора (Neomys fodiens Schreb.)	14	Д. М. Вяжлинский, Московская область
Полевка монгольская (Microtus mongolicus Radde) и полевки, ближе не определенные	20	Вес принимается примерный

[1] Товарищам, сообщившим вес животных, автор пользуется случаем выразить благодарность.

(Evotomys rutilus Pall.), обычной в местах обитания колонка и занимающей одно из первых мест в его кормовом бюджете.

При переводе на кормовую единицу очень важно знать средний вес животных (поедаемых колонком) того района и периода года, где и когда добыты исследуемые желудки[1]. Ввиду отсутствия таких измерений наши данные, характеризующие значение кормов, не могут претендовать на абсолютную точность.

При переводе на кормовую единицу крупных грызунов следует учитывать, что колонок, по всей вероятности, поедает лишь часть их туши. Важно также знать количество (вес) пищи, необходимое для хищника в течение суток. Таковых цифр мы не имеем. Поэтому суточную кормовую норму колонка условно приравниваем к таковой белого хоря (Putorius eversmanni Less). Опыты кормления хорька в неволе сусликами показали, что зверек съедает около 150 г, оставляя нетронутыми шкурку, лапы, голову, жир и желудок (32). Возможно колонок съедает несколько меньше, но, с другой стороны, он делает запасы и ими иногда пользуется. Принимая во внимание сказанное, условно допускаем, что крупных животных колонок поедает не целиком, а использует лишь часть тушки, измеряемую 150 г.

В процессе изучения содержимого желудков выяснилось, что зверьков, не превышающих по весу суточной кормовой нормы, но стоящих выше собственно полевок (сюда относится бурундук, водяная крыса, крот), колонок также полностью не использует, обычно в желудке не находишь лап, хвоста, крупных костей и т. д. Исходя из этого, при переводе на кормовую единицу, вес перечисленных зверьков уменьшен на 10% (см. табл. 3).

Результаты исследований фактических материалов показали, что независимо от характера стации в зимний экологически узкий период колонок является стенофагом. В связи с этим, по аналогии с другими хищниками, урожай или неурожай мелких грызунов должен вызвать изменение численности популяций колонка. Для подтверждения этого важного с практической точки зрения положения необходимы исследования по динамике численности популяций мышевидных грызунов и колонка в одних и тех же районах.

Сейчас, не располагая такими материалами, попытаемся проследить наличие указанной зависимости путем анализа заготовительных сводок и сопоставления литературных и корреспондентских данных по состоянию численности колонка и мышевидных грузунов.

В Доволенском районе Западной Сибири неурожай колонка зарегистрирован в 1910 г. Через 6 лет (в 1916/17 г.) здесь наблюдалось массовое его появление. Отмечу, что в 1914/15 г. мышевидные грызуны появились в исключительном большом количестве во многих районах б. России (5). Вскоре вновь наступило резкое падение численности колонка. Охотники-старожилы рассказывают, что в годы, следующие за резким повышением численности колонка, находили в норах и на поверхности земли трупы этих зверьков, павших, видимо, вследствие какого-то заболевания (сообщение корреспондента Смирнова).

С 1922 по 1925 г. нарастание запасов колонка наблюдалось в ряде районов азиатской части СССР, а именно в Тяжинском районе, Барнаульском округе, в Томской и Кузнецкой тайге (1,19). Эти годы в кормовом отношении, видимо, были благоприятны для колонка.

---

[1] Вес некоторых животных сильно изменяется географически. Эта величина подвержена также изменению по годам. Например, вес ямальского песца в голодные годы уменьшается почти в два раза (52). Наконец, вес животного зависит от возраста, пола и времени года. По измерениям Н. П. Наумова вес половозрелых обыкновенных полевок (Microtus arvalis Pall.) вариирует от 12 до 46 г.

Таблица 3. Роль отдельных видов грызунов и насекомоядных (в переводе на кор

Виды корма	I район				II район			
	Число встреч	Кормовой коэфициент	Количество кормовых единиц	Процент от общего количества кормовых единиц	Число встреч	Кормовой коэфициент	Количество кормовых единиц	Процент от общего количества кормовых единиц
Красная полевка (Evotomys rutilus Pall.)	2	1	2	3,84	2	1	2	0,63
Полевки рыжие, ближе не определенные (Evotomys sp.) . . .					3	0,87	2,52	0,79
Полевки обыкновенная и монгольская (Microtus arvalis Pall. и M. mongolicus Radde	1	0,87	0,87	1,67	2	0,87	1,74	0,54
Полевка-экономка (Microtus oeconomus Pall.)								
Полевка пашенная (Microtus agrestis L.)	2	0,87	1,74	3,34				
Полевки серые, ближе не определенные (Microtus sp.)					16	0,87	13,91	4,37
Водяная крыса (Arvicola amphibius L.)	9	3,73	33,65	64,75	76	3,73	275,48	86,2
Мышь лесная (Apodemus sylvaticus L.)					1	0,87	0,87	0,27
Мышь-малютка (Micromys minutus Pall.)					1	0,3	0,3	0,09
Мыши, ближе не определенные (Muridae)					3	0,87	2,52	0,78
Цокор (Myospalax myospalax Laxm.)								
Хомяк (Cricetus cricetus L.) . . .					2	6,52	13	4,06
Джунгарский хомячок (Phodopus songarus L.)					1	1,52	1,52	0,48
Тушканчик большой (Alactaga jaculus Pall.)								
Бурундук (Eutamias asiaticus Gm.)					1	3,48	3,48	1,09
Суслик краснощекий и рыжеватый (C. erytrogenys Br. и C. rufescens Keys)	1	6,52	6,52	12,53				
Крот (Talpa europaea L.)	2	3,26	6,52	12,53				
Землеройка (Sorex sp.)					6	0,39	2,52	0,7
Кутора (Neomys sp.)	1	0,7	0,7	1,34				

мовую единицу) в кормовом режиме колонка в пяти экологически различных районах

III район				IV район				V район			
Число встреч	Кормовой коэфициент	Количество кормовых единиц	Процент от общего количества кормовых единиц	Число встреч	Кормовой коэфициент	Количество кормовых единиц	Процент от общего количества кормовых единиц	Число встреч	Кормовой коэфициент	Количество кормовых единиц	Процент от общего количества кормовых единиц
1	1	1	0,79	1	1	1	3,58	11	1	11	21,43
5	0,87	4,35	3,4	1	0,87	0,87	3,11	6	0,87	5,22	10.17
								1	0,87	0,87	1,7
								1	1,3	1,3	2,53
2	0,87	1,74	1,36					5	0,87	4,35	8,47
3	3,73	21,21	16,59	6	3,73	22,43	80,26	4	3,73	14,9	29,08
4	0,87	3,48	2,72					3	0,87	2,52	4,91
9	6,52	50	39,12								
6	6,52	39,13	30,61					1	3,48	3,48	6,8
1	6,52	6,52	5,1								
				1	3,26	3,25	11,62	2	3,26	6,52	12,7
1	0,39	0,4	0,31	1	0,39	0,4	1,43	3	0,39	1,17	2,27

В 1922 г. начало волны массового размножения мышевидных грызунов охватило значительную часть территории Союза. В 1923 г. это явление еще более усиливается и захватывает новые территории до Дальневосточного края включительно (5)

1927/28 г. характеризовался исключительно высоким урожаем водяной крысы почти на всей территории, занятой этим видом, что явилось, очевидно, причиной, вызывавшей увеличение численности колонка. Например, выход колонка в Нарымском крае в 1928/29 г. превышал цифру заготовок предыдущего года на 418% (сообщение корреспондента Василюка). Небывалый выход колонка имел место в том же году в Кузнецкой тайге (41) в б. Тарском окр., на Алтае, а также в Уральской области. Затем в течение 3—4 лет происходило падение численности колонка. Выход же 1929 г. значительно увеличился, а в 1930 г. снова упал, Барабаш-Никифоров ставит это явление в связь с уменьшением численности мышевидных грызунов (3).

В 1932 г. колонок был в изобилии в ряде районов. Так, имеются сведения о вы-



Рис. 1. Привоз шкурок колонка на Ирбитскую ярмарку

Рис. 2. Динамика выхода шкурок колонка

сокой численности колонка в Макушинском районе и Нарымском крае, что можно опять сопоставить с урожаем мышевидных грызунов. К концу 1931 г. в Уральской области и в Сибири были зарегистрированы явления нарастания численности полевок и мышей, создавшие угрозу их массового размножения. Нарастание волны размножения мышевидных грызунов и расширение охваченной ею территории отчетливо определились с весны 1932 г. (5). В Нарымской тайге летом 1931 г. по наблюдениям автора был значительный урожай мышевидных грызунов, за исключением водяной крысы.

По личным сообщениям А. М. Колосова и Ойратского областного охотоведа, увеличение численности колонка на Алтае в 1927, 1931 и 1933 гг. совпало с урожаем таежных грызунов. В тот же период отмечен урожай колонка в Чановском районе (1931) и в Крапивен-

ском районе (1933). По сведениям, полученным от нашего корреспондента, в эти годы было много „мышей“.

Кривая привоза шкурок колонка на Ирбитскую ярмарку с 1883 по 1895 г. имеет несколько ясно выраженных вершин (рис. 1). К сожалению, мы не имеем возможности сопоставлять эти данные с изменением численности мышевидных грызунов, происходящей в те же годы. В существующих сводках по динамике фауны этих животных, составленных Б. С. Виноградовым и П. А. Свириденко, отсутствуют данные по Сибири за интересующий нас период. Имеются лишь сведения за 1893—1894 гг. Эти годы ознаменовались грандиозным размножением мышевидных грызунов в пределах многих губерний европейской и азиатской России. Усиленное размножение грызунов началось в 1893 г., оно продолжалось в следующем, а местами и в 1895 г., но уже в 1894 г. в ряде районов наблюдалось массовое вымирание „мышей“. С этой мышиной напастью совпадает одна из вершин кривой, приведенной Туркиным и Сатуниным. Именно в 1894 г. привоз колонковых шкурок на Ирбитскую ярмарку увеличился на 50% по сравнению с предыдущим годом. Примерно в таком же масштабе возрос привоз пушнины этого вида и в том же году на Якутскую ярмарку (20). Затем обращает внимание 1902 г., когда в Якутск поступило колонка в 2—4 раза больше, чем в предыдущие ярмарки. 1901 и 1902 гг. характеризовались массовым размножением грызунов. Не исключена возможность распространения массовой волны размножения мышевидных грызунов на Якутию, что могло вызвать повышение численности популяций колонка.

Кривые выхода шкурок колонка по областям с 1924/25 г. по 1935/36 промысловый год образуют ряд ясно выраженных вершин (рис. 2).

Выход колонка по Дальневосточному краю в 1925/26 г. превысил таковой предыдущего года на 300%. Напрашивается вывод: не является ли высокий урожай колонка следствием исключительно благоприятных кормовых условий. Я имею в виду массовое размножение дальневосточной полевки (Microtus michnoi Katsch), которое в 1924 г. охватило более обширный район, чем при последнем урожае этого вида в 1919 г. (5).

Следующая волна высокого выхода колонка во всех рассматриваемых областях, исключая Казахстан и Дальневосточный край, падает на 1928/29 г., чему опять предшествовало и сопутствовало массовое размножение мышевидных грызунов. 1927/28 г. и частично 1929 г. характеризуются исключительно высоким урожаем водяной крысы—Arvicola amphibius L., полевки Брандта—Microtus brandti Radde, стадной полевки—Microtus gregalis Pall., дальневосточной полевки—Microtus michnoi Katsch и т. д. Отставание на 1 год максимума выхода колонка в Дальневосточном крае, видимо, объясняется более растянутым периодом нарастания численности грызунов. Здесь подъем волны в увеличении численности популяции дальневосточной полевки достиг максимума в 1929 г., причем это размножение было более грандиозным, чем предыдущие 1919 и 1924 гг. В Казахстане массовое появление грызунов отмечалось в 1926 и 1928/29 гг. В 1927 и 1930 гг. наблюдалось массовое их вымирание. Осенью 1933 г. в Восточно-Казахстанской области (район обитания колонка) плотность нор мышевидных грызунов местами достигала 5 000 на 1 га. В этом году сильно увеличился выход шкурок водяной крысы. К осени 1934 г. плотность нор сократилась примерно в 4 раза (из материалов Главного зернового управления НКЗема СССР). И в данных случаях годы максимума выхода колонка следовали за размножением мышевидных грызунов.

Почти повсеместный рост заготовок колонка наблюдался в 1932/33 г. Выше уже упоминалось, что нарастание численности мышевидных грызунов в СССР было зарегистрировано в 1931 г. Это явление отчетливо определилось с весны следующего года. К осени 1932 г. сплошным массовым размножением была охвачена большая часть обследованных районов европейской и азиатской частей Советского союза, включая Дальневосточный край и Якутию (5). Волна массового появления мышевидных грызунов, достигнув в осенне-зимний период 1932 г. своего наивысшего предела, стала заметно быстро спадать (32).

В сезон 1935/36 г. в Дальневосточном крае колонка заготовили примерно на 60% больше, чем в предыдущем году. Повышение заготовок объясняется богатым урожаем хищника. В 1934 г. отмечалось массовое появление мышевидных грызунов почти по всему краю. Размножение „мышей“ происходило даже зимой 1934/35 г. (сообщение охотоведа Зубаровского).

В западной части своего ареала колонок преимущественно обитает вблизи водоемов, т. е. в местах, свойственных водяной крысе. Здесь благополучие хищника, видимо, тесно связано с численностью указанного грызуна (рис. 3 и 4).

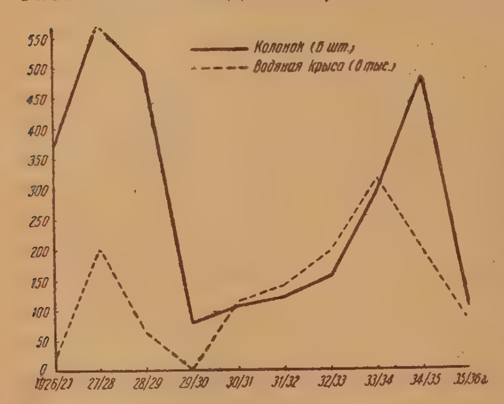


Рис. 3. Выход колонка и водяной крысы в Татарской АССР

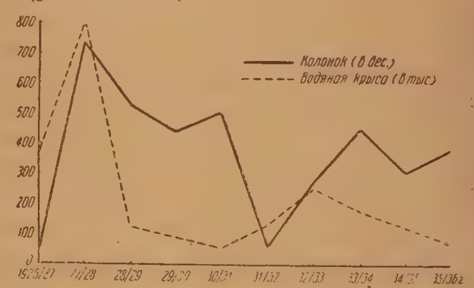


Рис. 4. Выход колонка и водяной крысы в Башкирской АССР

При сопоставлении кривых динамики выхода колонка и данных по состоянию численности популяций мышевидных грызунов намечается связь между этими двумя явлениями. Во многих случаях урожай колонка следует или совпадает с „мышиными годами“; иногда же подобной корреляции не наблюдается. Вполне понятно, что полного совпадения трудно было ожидать, так как на изменение численности поголовья колонка могут оказывать влияние иные факты (эпизоотии, неблагоприятные метеорологические условия, стихийные бедствия и т. д.). Кроме того, используемые нами материалы имеют много недостатков. В частности, о размерах поголовья колонка приходится судить преимущественно по выходу его шкурок с больших территорий. Сведения о размерах урожая мышевидных грызунов обычно касаются немногих видов и характеризуют состояние численности на относительно небольших площадях. Как правило, совпадения наблюдаются в тех случаях, когда волна одновременного массового размножения или гибели нескольких видов мышевидных грызунов охватывает большую территорию.

Изменение численности поголовья колонка по аналогии с другими хищниками стенографами должно происходить главным образом в результате различной интенсивности размножения и в степени выживаемости молодняка, что стоит в прямой зависимости от состояния кормовой базы. Подобная корреляция установлена, например,

у песца. А. Н. Формозов указывает, что в годы, урожайные леммингом, количество щенков в помете достигает 22. При обычных условиях самка приносит 4—6 штук. Б. М. Житков во время экспедиционной работы на Ямальском полуострове в матке убитого им песца обнаружил 16 эмбрионов. Год этот (1908) характеризовался высоким урожаем лемминга. В голодные годы гибель молодняка достигает 80%. Вес взрослых особей уменьшается до 50% (51).

При неурожае грызунов колонок, несомненно, голодает (понятно, не в такой степени, как песец), понижается его упитанность. Это ярко иллюстрируется цифрами (табл. 4), полученными в результате изучения тушек и желудков, добытых в различных по кормовым условиям районах [1].

Таблица 4

Название района	Состояние урожая мышевидных грызунов	% тушек			% желудков с остатками пищи	Средний вес содержимого желудков в г
		слабой упитанности	средней упитанности	высшей упитанности		
Колпашевский и Кондинский (Западная Сибирь)	Неурожай	72,72	27,28	0	36,11	5,4
Б. Муртинский и Иркутский районы (Восточная Сибирь)	Урожай средний	63,16	31,57	5,25	67,57	6,2
Шадринский район (лесо-степь Западной Сибири)	Урожай хороший	6,25	37,5	56,25	76,59	8,71

По литературным данным и сообщениям корреспондентов, изменения численности колонка иногда происходят вследствие массового падежа (подобный случай приведен выше) и прихода или ухода зверя из данного района. О перекочевках колонка писал еще в 1849 г. Н. М. Пржевальский. „Подобно белке и другим зверям,—говорит этот исследователь,—колонок предпринимает периодические переселения, причина,—очевидно, недостаток пищи и другие физические причины“. На Дальнем Востоке в годы, неурожайные мышевидными грызунами, наблюдается концентрация колонка возле рек, куда его привлекает лососевая рыба. При этом численность поголовья стада хищника бывает прямо пропорциональна размеру косяков. Зависимость между численностью колонка в поймах рек и обилием рыбы давно известна местным охотникам (сообщение Мухэнской ПОС.). Резкое изменение запасов колонка на относительно небольшой территории может быть вызвано, кроме того, лесными пожарами и палами (горение тростника). В особенности пожары опасны в период выкармливания молодняка.

Как показали специальные изучения некоторых видов (в частности, серого суслика Citellus pygmeus Pall.), заметное расселение животного имеет место в годы повышенной численности популяции данного вида; при этом расселение происходит в радиальном направлении. Следовательно, при расселении особей, обитающих на границе ареала, часть из них попадает на новую территорию. При наличии благоприятных условий они обосновываются здесь (18).

[1] Способы промысла колонка в районах, из которых получены тушки, одни и те же. Следовательно, этот фактор, определяющий в некоторой степени процент пустых желудков, отпадает.

Расселение колонка, очевидно, имеет тот же характер и происходит при тех же условиях. После года усиленного размножения мышевидных грызунов наблюдается массовая их гибель. Этот период совпадает с повышением численности популяций колонка (выше мы видели, что максимум численности колонка обычно отстает от такового у мышевидных грызунов на 1 год). Создаются крайне неблагоприятные условия для хищника. В результате колонок начинает мигрировать. Интересные данные по этому вопросу находим в статье Белышева (Охотник Сибири, № 5, 6, 1934). Автор сообщает, что осенью 1933 г. в Тарском районе наблюдалось переселение колонка из урманов на станции горностая (опушки тайги и гари). На новых местах зверек имел большую склонность к бродяжничеству. Миграция была вызвана, по мнению т. Белышева, отсутствием кормовой базы—мышевидных грызунов и рябчика.

Расселение колонка в Семипалатинской области, наблюдавшееся в 1893—1897 гг. (27), следовало за мышиными годами. Выше указывалось, что в 1893—1895 гг. наблюдалось грандиозное размножение мышевидных грызунов на значительной территории России (Виноградов).

Одна из „волн" расселения колонка на запад зарегистрирована в 1925/26 г. Зверек впервые обнаружен в б. Сочeневской волости б. Вятской губ. (ныне Кировский край) и в ряде районов Татарской АССР, в Петуховском районе Челябинской области и в Косинском районе Свердловской области. Эта „волна" совпала с почти повсеместным высоким выходом шкурок колонка (массовое размножение грызунов происходило в 1922—1924 гг., а местами до 1925 г.).

Последние сведения о появлении колонка в новых районах падают на 1932/33 г. Хищник впервые был отмечен в Куйбышевской и Горьковской областях. Это явление снова совпало с повышенной численностью колонка в западных частях его ареала и следовало за урожаем мышевидных грызунов.

Расселение некоторых зверей, в частности, зайца-русака (Lepus europaeus Pall.), имеет пульсирующий характер. После резкого скачка, падающего на год максимальной численности популяции, движение может приостановиться или даже итти обратно (46).

По всей вероятности, такой же характер носит расселение колонка. Н. Д. Григорьев пишет: «Массовое появление колонка указывалось в охотничий сезон 1925/26 г. Во многих местах он ранее не был известен и отмечен впервые как „невиданный зверь", после чего, несколько уменьшившись в количестве в последующие годы, он стал встречаться постоянно". У другого автора читаем: „Лет 10 назад в верховьях Иртыша появился колонок. До 1897 г. его было много, а потом количество колонка уменьшилось" (29). В Мелекесском районе Куйбышевской области колонок отмечен впервые в 1932 г. В следующем 1933/34 охотничьем сезоне там не заготовили ни одной шкурки (сообщение охотоведа Доброхотова).

Приведенные небольшие данные в некоторой степени подтверждают предположения, что расселение колонка происходит в в виде скачков. Волна интенсивного расселения падает на год повышенной численности популяций колонка, что в свою очередь совпадает или следует за годом массового размножения мышевидных грызунов.

В заключение отметим нахождение автором в пищеварительном тракте колонка паразита Soboliphynae baturinini Petr. До сих пор у представителей семейства куньих соболифины были найдены лишь у соболя.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. С., Итоги пушных заготовок в Барнаульском округе, Охотник и пушник Сибири, № 8—9, 1926.—2. Балион Э., Опыт исследования русских позвоночных, животных, водящихся в пределах Российской империи, 1829.—3. Барабаш-Никифиров И. И., Организация охотничьего хозяйства в Уватском районе Тобольского севера.—4. Берг Л. С., Ландшафтные зоны СССР.—5. Виноградов Б. С., Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР, 1934.—6. Воробьев К. А., Общий очерк фауны Амурского края (рукопись 1934 г.).—7. Григорьев Н. Д., О колонке в Волжско-Камском крае, Труды студенческого научного кружка „Любителей природы" в Казани, в. III, 1929.—8. Григорьев К. Д., Теплов В. П., Тихвинский В. И., Материалы по питанию некоторых промысловых зверей Татреспублики, Работы Волжско-Камской пром. биостанции, в. I, 1931.—9. Дальний, Из Кургана, Уральский охотник, № 4, 1928.—10. Двигубский И., Опыт естественной истории всех животных Российской империи, Изд. Императорского московского университета, 1829.—11. Добровлянский, Промысловые животные в Западной Сибири XIX в., Охотник и рыболов Сибири, № 11—12, 1932.—12. Донауров С. С. и Теплов В. П., Материалы по биологии и промысловому исследованию бурундука (рукопись 1934 г.).—13. Дунин-Горкавич, Север Тобольской губ., Ежегодник Тобольской губ. музея, в. VIII, 1897.—14. Ефратов, Уральские впечатления, Наша охота, № 13, 1911.—15. Житков Б. М., Полуостров Ямал, 1913.—16. Зверев М. Д., Материалы по биологии и сельскохозяйственному значению в Сибири хоря и других мелких хищников из сем. Mustelidae, Труды по защите растений Сибири, т. I (8), 1931.—17. Зверев М. Д. и Пономарев М. Г., Биология водяных крыс и отравленные приманки в борьбе с ними, Известия Сибирской краевой станции защиты растений от вредителей, в. I, 1930.—18. Калабухов Н. И. и Раевский В., Изучение передвижения сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания, Вопросы экологии и биоценологии, 1935.—19. Кожухов, Пушной промысел Сибири, Охотник и пушник Сибири, № 2—3, 1925.—20. Константинов М., Пушной промысел и пушная торговля в Якутском крае, 1921.—21. Кругликовский Л., Список животных фауны Среднего Прикамья, Известия Сарапульского земского музея, в. IV, 1914.—22. Малахов М. В., Зоогеографическое исследование в Уральском крае, Записки Уральского общества естествоиспытаний, т. XI, в. I, 1887.—23. Маак Р., Вилюйский округ Якутской области, 1886.—24. Наумов Н. П., Млекопитающие Тунгузского округа, Труды Полярной комиссии Академии наук, в. 17, 1934.—25. Окоппров, Вилюйск Якутской АССР, Охота и природа, № 23, 1929.—26. Паллас П. С., Путешествие по разным провинциям Российской империи, СПБ, 1809.—27. Плесский, Колонок в Вятской губернии, Охотник и рыболов, № 2, 1927.—28. Пржевальский К. М., Путешествие в Уссурийском крае, 1849.—29. Плотников, Новые птицы и звери в окрестностях пос. Ямышевского, Охотничья газета, № 1, 1903 и № 24, 1896.—30. Сабанеев, Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях, 1874.—31. Свириденко П. А., Степной хорек и его сельскохозяйственное значение в борьбе с грызунами, 1935.—32. Он же, Размножение и гибель мышевидных грызунов, 1934.—33. Симашко Ю., Русская фауна, II, 1851.—34. Словцов Н. Я., Путевые заметки, веденные во время поездки в Кокчетавский уезд Акмолинской области в 1878 г., Записки Зап.-Сиб. ОРГО, кн. XXI, 1897.—35. Сукачев В. Н., Дендрология.—36. Сюзев В. В., Фауна бассейна Камы, Иллюстрированный путеводитель по р. Каме, 1911.—37. Тихвинский В. И., Биология рыжеватого суслика. Работы Волжско-Камской пром. биостанции, в. 2, 1932.—38. Ткаченко М. И., Путевой дневник Верхоянского зоологического отряда Якутской экспедиции Академии наук СССР, 1927 г., Материалы к характеристике фауны Приянского края. Серия Якутия, в. V, 1932.—39. Тугаринов, Смирнов, Иванов, Птицы и млекопитающие Якутии, Якутия АССР, 1934.—40. Туркин Н. В. и Сатунин К. А., Звери России, 1902.—41. Уральский охотник, № 2, 1928.—42. Ушаков В. Е., О распространении колонка на Урале, Охотник, № 2—3, 1930.—43. Фанкельштейн Б. Ю., Вредители сельскохозяйственных культур, Прогноз ожидаемого развития главнейших вредителей и болезней сельскохозяйственных культур и леса в 1935 г. Сборник, 1935, Ленинград.—44. Федосов А. В., Верхнесысольские охотпромысла (рукопись).—45. Фолитарек С. С., Распространение, биология и промысел крота на Украине, Бюллетень Московского общества испытателей природы, № 3—4, 1932.—46. Фолитарек С. С. и Максимов А. А., Географическое распределение зайца-русака (рукопись, 1934 г.).—47. Формозов А. Н., Очерк фауны наземных позвоночных Горьковского края, Природа Горьковского и Кировского краев, 1935.—48. Он же, Колебание численности промысловых животных, 1935.—49. Шиллингер Ф. Ф., Информационный доклад о работе Печорско-Илычевской экспедиции, Охрана природы, № 6, 1929.—50. Щеников, Из Н.-Лям. Тагильского округа, Уральский охотник, № 1, 1928.—51. Цецевинский Л. М., Экология песца Ямальского полуострова (рукопись, 1934).—52. Яблонский, Озеро Марка-Куль, Природа и охота, № 11, 1907.—53. Он же, Долина р. Курчум и ее фауна, Природа и охота, № 12, 1907.—54. Яковлев Е. О., К границам распространения промысловых зверей и птиц Туруханского края, Труды Зоологической секции Среднесибирского государственного географического общества, в. I, 1930.

CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY OF THE KOLONOCK (KOLONOCUS SIBIRICUS L.)

by N. P. Lavrov

Summary

On the ground of information obtained both from literature and correspondence the author of the present work gives a picture of the kolonock's spreading in a westwardly direction, establishing, at the same time, the area of this species's distribution in the USSR for the present day. Further on, results of a study of the kolonock's diet are exposed, the author having applied some new methods in order to find out the relative rôle of different kinds of food.

Contrary to earlier works, in which the number and the percentage of the occurence of a certain food were indicated, in the present paper the importance of some food animal or another is expressed through its body weight in relation to an arbitrary weight unit, the red-backed vole (Evotomys rutilus Pall.) being chosen as such a unit.

Materials collected by the author and those previously published distributed in five geographical regions were put in connection to mark out the relative rôle of separate kinds of food in different habitats of the kolonock.

The results of the investigation have shown that during the winter period the kolonock, feeding almost exclusively on mouse-like rodents, becomes a stenophagus. In this connection the abundance or scarcity of mouse-like rodents affects the kolonock's feeding which in the end changes the size of its populations.

Such a state of affairs may be confirmed by comparing data on the census of mouse-like rodents with those on fur returns for kolonock.

It may be observed that next after a year of mouse mass outbreak or, which is more seldom, the same year, the kolonock begins to increase in numbers. The spreading of that animal bears a periodical character. The expansion of the distribution area appears to take place during the years when the predatory animal increases in numbers, which in its turn, follows an intensive propagation of mouse-like rodents.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

ПИТАНИЕ БЫЧКОВ (GOBIIDAE) В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

Н. М. Киналев

Из лаборатории зоологии беспозвоночных (зав.—проф. Л. А. Зенкевич) Научно-исследовательского института зоологии МГУ

1. ВВЕДЕНИЕ И ЛИТЕРАТУРА

Изучение биологии бычков (Gobiidae) в Каспийском море представляет для нас двоякий интерес: во-первых, бычки—возможный объект промысла (по примеру Азовского и Черного морей), во-вторых, они представляют собой очень важное звено в пищевых цепях. И в том, и в другом случае мы не можем пройти мимо изучения такого вопроса, как питание интересующего нас объекта, которое, является одним из основных моментов биологии организма. Вопрос о промысле бычков и вопрос об их роли в круговороте органического вещества приобретают особое значение в связи с большим количеством бычков в Каспии (во всяком случае в его северной части), а также в связи с широким их распространением в пределах Каспийского моря.

На то, что бычки в Каспии широко распространены и что находятся они там в больших количествах, указывают наши данные, а также данные и наблюдения целого ряда лиц, работающих как по линии рыбного промысла, так и по линии общего гидробиологического изучения Каспийского моря.

Бычки как объект научного исследования делаются особенно интересными, если принять во внимание роль Каспийского моря как основной базы по рыбодобыче у нас в СССР и необходимость отсюда изучения как объектов непосредственно промысла, так и объектов, служащих пищей промысловым рыбам.

Исходя из сказанного, мы при изучении питания бычков Северного Каспия ставили перед собой следующие основные вопросы:

1. Каково количественное распределение бычков в Северном Каспии[1].
2. Количественное и качественное определение пищевого спектра для бычков (по видам, возрастам, районам и т. д.) и интенсивность их питания.
3. Наличие избирательной способности у бычков.
4. Бычки как пища других рыб.
5. Бычки как конкуренты других придонных рыб.

Отмечаем, что в пределах нашей работы некоторые из указанных вопросов будут рассмотрены лишь предварительно. Дальнейшее развитие их требует не только продолжения работ в полевой обстановке, но и в большой степени постановки экспериментальных работ.

Литература по питанию бычков очень невелика. Следует отметить, что даже и имеющаяся литература освещает интересующий нас вопрос только с качественной стороны. Только два автора подходят к изучению этого вопроса с методикой количественного учета. Так, Blegvad (1) в своей работе по питанию мелких рыб в зарослях

[1] Изучение качественного распределения бычков в Северном Каспии, наряду с изучением биологии бычков, ведется в настоящее время ВНИРО.

Zostera, применяя методику количественного (весового) анализа питания, находит, что 93% по весу ко всему содержимому кишечников Gobius minutus составляют ракообразные, для более крупного Gobius niger—47% ракообразные, 28% моллюски, 13% мелкие бычки и 12% другие животные.

По данным В. П. Воробьева (2), который рассматривает питание Gobius melanostomus в Черном море, применяя методику частоты встречаемости пищевых организмов в кишечниках рыб, чаще всего в кишечниках Gobius melanostomus, встречаются Nereis deversicolor (24,75%), Syndesmya ovata (25,94%) и Hydrobia (10%). С. А. Зернов (3) указывает, что бычки в Азовском и Черном морях питаются моллюсками, ракообразными, насекомыми и редко мелкими рыбками. Н. Л. Чугунов (4) пишет, что „многочисленные в Северном Каспии Benthophilus и Gobiidae являются заметными потребителями ракообразных и в первую очередь Amphipoda и что Benthophilus иногда поедают Mysidacea в значительных количествах".

Румынский ихтиолог Борджиа (5) дает детальную, но опять-таки только качественную оценку питания ряда видов семейства Gobiidae в Черном море. Он, рассматривая питание Gob. melanostomus, Gob. batrachocephalus Pall., Gob. cephalargus Pall., Gob. platirostris Nordm., Gob. gimnotrachelus, Gob. lacteus Nordm., Gob. (Pomatoschistus) microps и Benthophilus stellatus, указывает, что все они за исключением Benthophilus stellatus питаются мелкой рыбой, моллюсками и ракообразными. У некоторых из них в пище известное значение имеют водные насекомые и их личинки. Такого же рода характеристику питания некоторых видов бычков Черного моря дает и Б. С. Ильин (6). Этим перечнем и ограничивается литература по питанию бычков. Кроме того, в ряде работ, например, в трудах Астраханской рыбо-научной станции, встречаются краткие замечания о том, что бычки питаются моллюсками и ракообразными. Ряд авторов (Борджиа, Ильин), а также и наши наблюдения показывают, что бычки очень прожорливы и это необходимо иметь в виду, говоря о роли бычков в Северном Каспии.

Сопоставляя данные по содержимому кишечников с данными дночерпателя, Воробьев указывает, что Gob. melanostomus в Черном море обладает избирательной способностью. Таким образом, по литературным данным для всех бычков наиболее типичной пищей являются ракообразные и моллюски, в меньшей степени рыба и черви и затем уже остальные пищевые объекты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Северный Каспий в промысловом отношении является наиболее важной частью Каспийского моря, и это и послужило поводом к тому, что в первую очередь мы занялись изучением питания бычков именно в Северном Каспии. Для исследования нами избраны были два основных района, районы острова Кулалы и форта им. Урицкого и район Малой и Средней Жемчужных банок (см. карту). Первый район представлен материалом в количестве 404 экземпляров, второй— в количестве 547 экземпляров. Кроме того, обработан материал из Приуральского района в количестве 60 экземпляров и в количестве 21 экземпляра из района острова Тюленьего и к востоку от него (на карте нанесены станции, с которых взят материал). Таким образом, нами было обработано 1 032 экземпляра бычков.

По видовому составу материал распределялся следующим образом: Gob. melanostomus—263, Gob. fluviatilis—546, Gob. caspius—75, Gob. kessleri—5, Benthoph. stellatus—25 и Gob. species—118 экземпляров. В июне было взято 203 экземпляра, в июле—673 экземпляра и в августе—156 экземпляров.

Сбор бычков производился 12- и 15-футовым тралом и небольшая часть материала собрана 60-футовым тралом.

Ввиду незначительной величины рыб, а также их богатых уловов кишечники на месте не вынимались, а взятые пробы бычков увязывались в марлю, этикетировались и опускались в металлический гроб с раствором формалина. Обработка содержимого кишечника производилась как качественная, так и количественная. Методика количественного (весового) анализа содержимого кишечников, которую мы в своей работе применяли, впервые была введена Blegvad и в дальнейшем у нас в СССР была применена проф. Л. А. Зенкевичем и его группой при изучении питания рыб Баренцова моря. Переваренные организмы определялись по наиболее сохранившимся частям. Например, остатки Mysidae по тельсону, Cumacea по абдомену и вы-

ростам на спине (Pterocuma), Corophiidae по второй антенне и т. д. Определение до вида удавалось довести только в некоторых случаях, в большинстве случаев определялся род. Взвешивание содержимого кишечников производилось как целиком, так и по отдельным пищевым группам. Работа велась на аналитических весах с точностью до 1 мг. Неопределимые остатки и кашица разносились по группам пищевых компонентов, содержавшихся в данном кишечнике, пропорционально содержанию каждой группы. Пищевые группы в настоящей работе мы принимаем следующие: 1) Gammaridae; 2) Cumacea (Pterocuma выделялись); 3) Mysidae; 4) Ostracoda; 5) другие ракообразные (некоторые Amphipoda и др.); 6) Mollusca с разделением их на Adacna, Didacna, Monodacna, Dreissensia, Cardium edule, Mytilaster и Gastropoda; 7) рыбы; 8) Chironomidae; 9) грунт (песок, детрит); 10) остатки растительности и пр. (различная икра, черви и т. п.). После занесения на карточку всех данных по питанию вычислялся индекс наполнения кишечника. Индекс наполнения представляет собой выражение отношения веса содержимого кишечника к весу рыбы, увеличенному в 100 раз, чтобы избежать оперирования с дробными числами. В то время как общий индекс дает возможность при сравнении питания различных видов, возрастов и для разных районов судить об относительной интенсивности питания, показатели содержимого кишечников по различным пищевым группам могут быть выражены в процентах веса ко всему содержимому кишечника. Секторные диаграммы—спектры питания—построены следующим образом: каждый из кругов представляет собой спектр для данного вида, района и т. д. Площадь круга соответствует среднему индексу наполнения для данной группы, размеры секторов соответствуют значению различных компонентов пищи, выраженному в средних процентах веса всего содержимого кишечника. При составлении спектров в расчет принимались и пустые желудки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общие замечания

Кишечник наших бычков является относительно тонкой, дважды изогнутой трубкой с небольшим, за исключением срединной части, просветом. На всем протяжении кишечника не имеется каких-либо выростов или расширений. Стенки кишечника в срединной части его несколько утоньшены. Наблюдая за состоянием и местонахождением пищи в кишечнике, мы заметили, что переваривание пищи у бычков происходит именно в этом участке кишечника. Границей „желудка" у бычков следует считать участок кишечника при впадении в него протоков печени. Протоки печени впадают в кишечник, у второго изгиба его примерно по середине всего кишечного тракта. В этом отделе кишечника всегда находилась пища, только что заглоченная или начавшая перевариваться, в то время как в следующем за ним отделе кишечника всегда обнаруживалась только кашица, а также частицы песка, очень мелкие частицы раковин моллюсков и т. д. Интересно отметить некоторые наблюдения, говорящие о характере переваривания пищи у бычков. При переваривании в срединной части кишечника, повидимому, выделяется какая-то сильная кислота, способная растворять раковины моллюсков и различные костные и другие образования. Особенно хорошо это наблюдалось в тех случаях, когда в кишечнике преобладали моллюски, остатки скелета рыб и т. д. В частности, это хорошо было заметно у Benthophilus stellatus из района острова Кулалы, „желудок" которых сплошь был набит крупными до 15—20 мм моллюсками (Didacna и др.), а также

у Gob. melanostomus, в питании которого весьма заметную роль играют моллюски. Во-первых, все эти раковины моллюсков находились в части кишечника с утоньшенными стенками и настолько растягивали стенки кишечника в этом месте, что моллюски могли быть определены без вскрытия кишечника. Индекс наполнения в таких случаях доходил до 500 и выше. В то же время передняя и особенно задняя часть кишечника были в нормальном состоянии, т. е. нерастянутыми. Во-вторых, некоторые из раковин моллюсков были утоньшены в различной степени, начиная от состояния, когда исчезли только рубчики на внешней стороне, до того, что раковина, сохраняя еще форму, характерную для данного рода, превращалась в тонкую полупрозрачную корочку. Такое различие в состоянии раковин моллюсков, находящихся в кишечнике, стоит в связи с тем, как много времени прошло от момента заглатывания этого моллюска до того, как этот бычок был пойман тралом; то же самое можно сказать и в отношении скелетов рыб, абдоменов Cumacea, тельсонов Mysidae и т. д., которые под влиянием какого-то растворителя превращаются в полупрозрачные пластинки, сохраняя до известного, конечно, предела свою форму. Только после этого раковины и другие твердые образования, попавшие в кишечник, могут измельчаться и освобождать место для новых порций пищи. Других приспособлений для измельчения твердых частей пищевых организмом, не служащих пищей и не усваивающихся организмов, у бычков нет. Наличие в кишечниках пищи в подавляющем большинстве случаев на 20—30, а то и более процентов переваренной и имеющей вид кашицы, позволяет говорить об интенсивном переваривании пищи у бычков. С другой стороны, весьма интересными являются наблюдения за поведением бычков при поглощении пищи в аквариуме. По этим наблюдениям (7), бычки, в частности, Gob. fluviatilis, никогда не проглатывают захваченную пищу сразу, предварительно ее не пожевав. Предварительное измельчение пищи во рту, несомненно, оказывает влияние на скорость переваривания пищи в кишечнике. Наконец, укажем, что организмы с большим количеством неусвояемого вещества перевариваются гораздо медленнее. Так, по данным Кувшинникова (8), у черноморского Gob. melanostomus моллюски перевариваются до 3 суток; по наблюдениям А. Ф. Карпович, переваривание креветок у Gob. batrachocephalus продолжается до 20 часов, мелкая рыба переваривается примерно такое же время.

Питание отдельных видов бычков

Питание Gobius fluviatilis

Всего обработано 546 бычков. На основании этого материала питание Gobius fluviatilis в Северном Каспии представляется в следующем виде (рис. 1, № 10—15).

На рисунке 1 изображен пищевой спектр для Gob. fluviatilis. Средний индекс наполнения для этого вида равен 63,2, т. е. наименьший из всех рассматриваемых видов. Среди Crustacea, составляющих 59,5% всего содержимого кишечников, ведущее место занимают Amphipoda, которые составляют 40% содержимого, или 70,4% всех ракообразных, причем 24% в среднем ко всему содержимому, или 42,6% всех ракообразных, составляют Gammaridae. Cumacea дают 22,4% и Mysidae 6,4% всех ракообразных.

По сравнению с другими видами в питании Gob. fluviatilis моллюски играют меньшую роль и составляют всего 12,5% всего содержимого кишечника, причем 32,6% моллюсков дает Didacna, 28%—Dreissensia polymorpha и 23,6%—Cardium edule; Chironomidae в пи-

тании Gob. fluviatilis более заметны, чем у других видов. Растительность (обрывки Zostera), в небольшом количестве встречающаяся как в кишечниках Gob. fluviatilis, так и других видов, является пищей случайной и, повидимому, заглатывается бычками вместе с ракообразными.

Если рассмотреть питание Gob. fluviatilis по возрастным группам [1], то можно установить (рис. 1, № X - XV) некоторую закономерность в потреблении бычками определенных пищевых групп. Табл. 1 со всей очевидностью об этом говорит.

Как видно из приведенной таблицы, Amphipoda в питании Gob. fluviatilis играют решающую роль в старшей возрастной группе, составляя 100% всех ракообразных. Среди Amphipoda Gammaridae неизменно занимают ведущее место. Что касается общего индекса наполнения, то общая картина снижения индекса с увеличением воз-

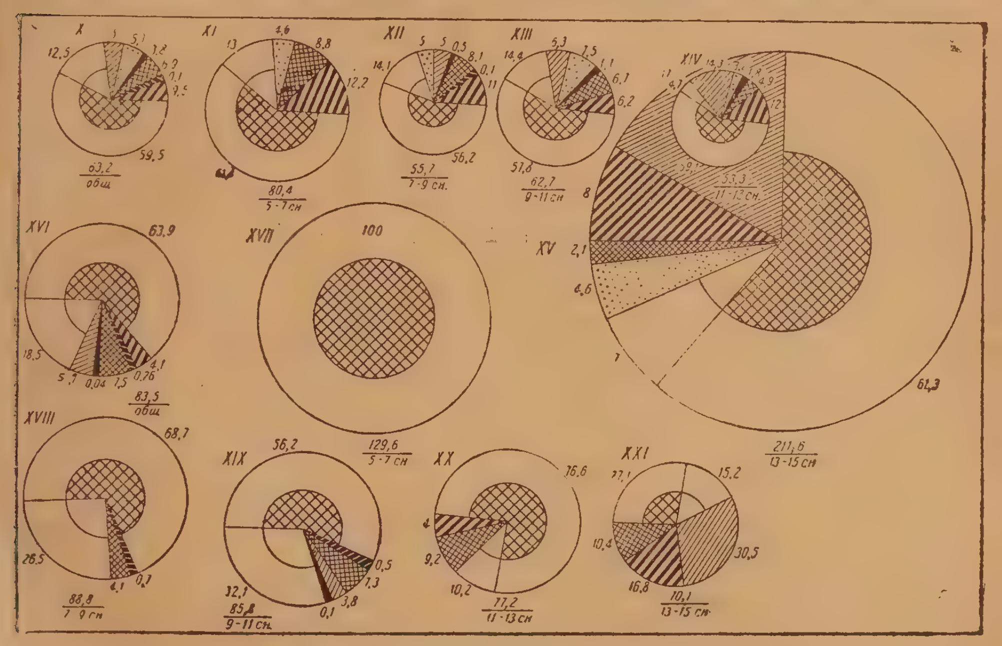


Рис. 1. Пищевые спектры Gob. fluviatilis

раста, что вообще характерно для всех животных, нарушается в последней возрастной группе, что, повидимому, совпадает с местом и временем массовой кормежки и главным образом мелкой рыбой, которая в абсолютных цифрах сырого веса составляет у этой группы большую величину. Из моллюсков, не играющих вообще весьма заметной роли в питании этого вида, Gob. fluviatilis предпочитает всем остальным Cardium edule. Все остальные пищевые компоненты, повидимому, в питании Cob. fluviatilis играют второстепенную роль.

Питание Gobius caspius

Интенсивность питания Gobius caspius несколько выше, чем у Gob. fluviatilis. Средний индекс наполнения для этого вида равен 83,5. Так же и у Gob. fluviat.lis, основными пищевыми группами для этого вида остаются Crustacea и моллюски (рис. 1, № XVI—XXI). Из Crustacea, составляющих в питании Gob. caspius 63,9% всего содержимого кишечников, Amphipoda дают 30,3%, или 51% всех ракообразных;

[1] Возрастные группы нами различаются по длинам рыб.

Таблица 1[1]. Соотношение различных пищевых компонентов у Gob. fluviatilis в Северном Каспии в связи с возрастом

Пищевая группа	Длина рыбы					
	5—7 см	7—9 см	9—11 см	11—13 см	13—15 см	Общая
	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе
Gammaridae	16,8	32,0	35,1	67,1	71,4	46,2
Corophiidae	22,2	18,3	19,4	10,0	2,7	15,1
Другие Amphipoda	15,2	8,4	9,1	5,7	25,9	9,1
Всего Amphipoda	54,2	58,7	63,6	82,8	100,0	70,4
Cumacea	20,9	24,8	26,8	10,2	—	19,2
Pterocuma	0,6	4,5	4,5	2,0	—	3,2
Всего Cumacea	21,5	29,3	31,3	12,2	—	22,4
Mysidae	24,3	11,8	3,0	5,0	—	6,4
Ostracoda	—	0,2	0,2	—	—	0,1
Axelboeckia	—	—	1,9	—	—	0,7
Всего Crustacea	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Adacna	—	4,1	14,4	23,2	—	12,5
Didacna	94,0	23,5	38,0	7,4	—	32,6
Monodacna	—	10,9	—	—	—	2,5
Drei sensia	2,0	35,9	28,3	22,3	—	28,0
Cardium edule	4,0	24,1	19,1	47,3	33,3	23,6
Mytilaster	—	—	—	—	—	—
Всего Lamellibranchiata	100,0	98,5	99,8	100,0	33,3	99,2
Gastropoda	—	1,5	0,2	—	66,7	0,8
Всего моллюсков	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Рыба	—	5	6,3	14,3	17,0	5,0
Chironomidae	4,8	5	7,47	3,2	4,6	5,7
Прочие	—	0,5	1,1	1,8	—	0,8
Грунт	8,8	8,1	6,7	4,9	2,1	6,9
Растительность	—	0,1	—	—	—	0,1
Средний индекс	80,4	55,7	62,7	53,3	211,6	63,2

Mysidae — 26,9% и Cumacea—20,7% всех ракообразных. Моллюски в питании Gob. caspius составляют в среднем всего 18,5% содержимого кишечников, при этом 49,4% всех моллюсков дает Cardium edule, 24,7%—Didacna и 22,2% Adacna.

Chironomidae совершенно отсутствует в кишечниках Gobius caspius. Характеристика потребления этим видом основных компонентов пищи по возрастам дается в табл. 2.

Сравнивая эту таблицу с таблицей, характеризующей питание Gob. fluviatilis, мы видим, что среди ракообразных здесь также на первом месте стоят Gammaridae. Что касается Corophiidae, то в питании Gob. fluviatilis количественное значение этой группы ракообразных закономерно снижается с возрастом, в кишечниках Gob. caspius Corophiidae встречаются всего лишь в двух возрастных группах, да и то в незначительных количествах. Несколько большее значение в питании Gob. caspius приобретают Cumacea и Mysidae, причем Cumacea также снижаются по своему значению в питании этого вида с увеличением длины рыбы. Интересная картина наблюдается в отношении потребления Gob. caspius различных моллюсков.

[1] Данные настоящей таблицы, как и таблиц подобного рода, приводимых ниже, приводятся в выражении процентного содержания отдельных групп ракообразных к графе всего ракообразных, которая в каждом отдельном случае принимается за 100; отдельные группы моллюсков к графе всего моллюсков—тоже за 100. Рыба—в процентах ко всему содержимому кишечников.

Таблица 2. Соотношение различных пищевых компонентов G. caspius в Северном Каспии в связи с возрастом

Пищевая группа	Длина рыбы					
	5—7 см	7—9 см	9—11 см	11—13 см	13—15 см	Общая
	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе
Gammaridae	60,1	52,3	19,0	38,2	88,2	46,5
Corophiidae	—	—	3,4	2,1	—	1,6
Другие Amphipoda	—	20,4	5,2	—	—	2,9
Всего Amphipoda	60,1	72,7	27,6	40 3	88,2	51,0
Cumacea	39,9	19,3	35,9	16,8	2,3	18,3
Pterocuma	—	—	—	4,7	—	2,4
Всего Cumacea	39,9	19,3	35 9	21,5	2,3	20,7
Mysidae	—	3,4	27,0	38,2	9,5	26,2
Ostracoda	—	4,6	9 5	—	—	2,1
Всего Crustacea	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Adacna	—	5,4	11.7	26.9	37.8	22,2
Didacna	—	12,7	13,3	18,3	56,7	24,7
Dreissensia	—	—	2,1	—	—	0,7
Cardium edule	—	74 7	65,8	54,8	5,5	49,4
Всего Lamellibranchiata	—	92,8	92,9	100,0	100,0	9,7
Gastropoda	—	7,2	7,1	—	—	3,0
Всего моллюсков	—	100,0	100 0	100,0	100,0	100,0
Рыба	—	—	3,8	—	30,5	5,7
Прочие	—	—	0,1	—	—	0.04
Грунт	—	4.1	7,1	9,2	10,4	7,5
Растительность	—	0,7	0 5	—	—	0,26
Средний индекс	126,9	88,8	85,8	77,2	70,1	83,5

Dreissensia в питании этого вида несущественны. В первой возрастной группе моллюски совершенно не встречаются, затем, начиная со второй возрастной группы и до последней, наблюдается постепенное снижение значимости Cardium edule и увеличение с возрастом значимости Adacna и Didacna. Таким образом, и в питании этого вида мы также наблюдаем предпочтительное отношение к определенным группам пищевых объектов.

Питание Gobius melanostomus

Питание Gobius melanostomus (рис. 2, № 22—27) заметно отличается от характера питания рассмотренных уже нами видов Gob. fluviatilis и Gob. caspius. Средний индекс наполнения кишечника для Gob. melanostomus равен 121,4, что резко выделяет их в этом отношении из группы рассматриваемых нами видов. Причиной этого является то, что основой питания Gob. melanostomus в Каспийском море, так же как и в Азовском море (2), являются моллюски. Моллюски в кишечниках Gob. melanostomus составляют в среднем 43,6% всего содержимого. Следует отметить, что не встречавшийся совершенно в кишечниках Gob. fluviatilis и Gob. caspius Mytilaster в питании Gob. melanostomus занимает заметное место и составляет 15,6% всех моллюсков. Значительное место в питании Gob. melanostomus занимает Dreissensia polymorpha, которая составляет 55,1% всех моллюсков. Среди ракообразных, составляющих в среднем 40% содержимого кишечников, неизменно на первом месте стоят Amphipoda, составляющие 49,4% всех ракообразных. Интересно отметить, что в питании этого вида особо выделяется уменьшение значения

Crustacea с увеличением длины рыбы и вместе с этим возрастание значимости моллюсков.

Весьма значительна роль рыбы в питании Gob. melanostomus, что отмечено также для этого вида в Азовском море.

Табл. 3 характеризует изменение питания Gob. melanostomus в связи с возрастом.

Из ракообразных весьма заметна в питании этого вида роль Cumacea, особенно в сравнении с другими видами бычков. Из моллюсков интересно отметить убывание с возрастом значения Card. edule, большое значение в питании у всех возрастных групп Dreissensia и большую роль в питании старших возрастных групп Mytilaster.

Чтобы закончить вопрос о питании различных видов бычков, скажем несколько слов о питании Benthophilus stellatus. Уже указывалось, что в отношении Bent. stellatus мы располагали материалом

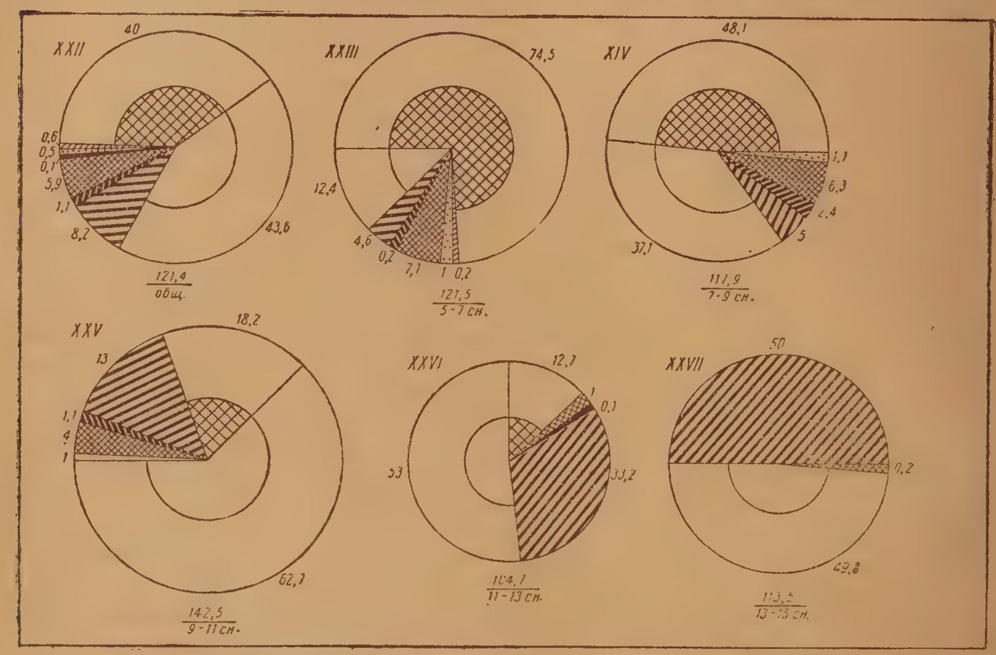


Рис. 2. Пищевые спектры Gob. melanostomus

всего в количестве 25 экземпляров из района острова Кулалы, почему данные о питании Bent. stellatus являются предварительными. Рис. 3, IX дает представление о питании Benthophilus stellatus. Уже размер рисунка указывает на большую интенсивность питания Benthophilus stellatus в этом районе. Средний индекс наполнения кишечника равен 375,2. Кишечники этих небольших рыбок, величина которых находится в пределах 9—11 см и ниже, были в большинстве случаев до крайних пределов набиты моллюсками и их раковинами. Как видно из этого рисунка, 100% содержимого кишечника составляют моллюски, из них Didacna—45%, Monodacna—27,5%, Adacna—26%, Dreissensia—1,1%, Gastropoda—0,4%.

В. С. Ильин (6) указывает, что Benthophilus stellatus Азовского моря в пределах одного Таганрогского залива питается то мелкими Cardium edule (на песках), то мелкими Syndesmya ovata (на илах), то Nereis diversicolor (пески восточной части залива), то личинками Chironomidae (в средней части залива). Не говоря пока о комплексах дна района острова Кулалы, укажем лишь, что в то время как для бычков (Gobiidae) в этом районе из моллюсков главную роль играют

Таблица 3. Соотношение различных пищевых компонентов у Gob melanostomus в Северном Каспии в связи с возрастом

Пищевая группа	Длина рыбы					
	5—7 см	7—9 см	9—11 см	11—13 см	13—15 см	Общая
	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе	% к данной группе
Gammaridae	25,2	18,1	17,8	83,6	—	29,4
Corophiidae	10,3	15,7	25,5	2,7	—	12,8
Другие Amphipoda	15,0	3,0	3,1	—	—	7,2
Всего Amphipoda	50,5	36,8	46,4	86,3	—	49,4
Cumacea	37,2	46,1	30,2	12,1	—	36,7
Pterocuma	6,9	4,6	—	—	—	4,4
Всего Cumacea	44,1	50,7	30,2	12,1	—	41,4
Mysidae	4,1	1,5	21,7	1,6	—	4,3
Ostracoda	1,3	11,0	1,7	—	—	5,2
Всего Crustacea	100,0	100,0	100,0	100,0	—	100,0
Adacna	—	11,2	—	—	—	3,1
Didacna	4,3	3,8	3,2	3,5	—	3,1
Monodacna	9,8	12,5	2,8	—	—	5,1
Dreissensia	11,0	51,9	79,2	51,5	46,6	55,1
Cardium edule	39,8	17 5	14,2	6,5	1,2	14,0
Mytilaster	1,8	0,4	—	37,9	52,2	15,6
Всего Lamellibranchiata	66,7	97,3	99,4	99,4	100,0	96.0
Gastropoda	33,3	2,7	0,6	0,6	—	4,0
Всего моллюсков	100.0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Рыба	0,2	—	—	—	—	0.6
Chironomidae	1,0	1,1	1,0	—	—	0,5
Прочие	—	—	—	0,1	—	0,1
Грунт	7,1	6,3	4,0	1,0	0,2	5,9
Растительность	0,2	2,4	1,1	—	—	1,1
Средний индекс	121,5	117,9	142,5	104,7	113,5	121,4

Dreissensia—15,3%, Cardium edule—10%, Didacna—5,1%, а всего моллюски составляют 34,2% содержимого кишечника, у Benthophilus stellatus моллюски составляют 100% содержимого кишечников, причем главным образом Didacna, Monodacna и Adacna.

Общая характеристика питания семейства Gobiidae в Северном Каспии и в отдельных его районах

С точки зрения рассмотрения роли бычков вообще в пищевых взаимоотношениях Северного Каспия, а также принимая во внимание, что питание отдельных видов этого семейства принципиально не различается, мы считаем возможным объединить весь материал, имевшийся в нашем распоряжении, для того, чтобы дать общую характеристику питания бычков в Северном Каспии, а также в отдельных его районах, увязав, где это представляется возможным, наши данные с данными о фауне дна (пищевые объекты). Не имея в своем распоряжении дночерпательного материала, собранного одновременно с уловами бычков, но считая необходимым иметь хотя бы в самой общей форме суждение о распределении донной фауны Северного Каспия и в связи с этим о питании бычков, мы используем в своей работе некоторые данные из работы Я. А. Бирштейна (9), который любезно предоставил в наше распоряжение свой неопубликованный материал, за что мы выражаем ему благодарность.

Северный Каспий характеризуется относительным однообразием фауны с небольшим количеством видов и комплексов донной фауны.

Исключая предустьевую зону, Бирштейн различает в Северном Каспии два основных комплекса — это комплексы жестких и мягких грунтов (см. карту). Для мягких грунтов характерными формами являются Oligochaeta и Chironomidae. Обильно представлены здесь также некоторые Cumacea (Pterocuma sowinskyi и Pt. pectinata), а также Corophiidae, причем последние наиболее обильно представлены в районе к северу от Уральской бороздины. Из моллюсков здесь встречаются виды рода Adacna (A. minima и A. plicata) и весьма эвритопные, встречающиеся повсюду в Северном Каспии Monodacna (M. caspia и M. edentula). Для комплекса жестких грунтов в качестве руководящих форм можно назвать виды рода Didacna. Кроме них, здесь же встречаются M. caspia и M. edentula в западной части этого комплекса Dreissensia caspia и Mytilaster lineatus. Комплекс жестких

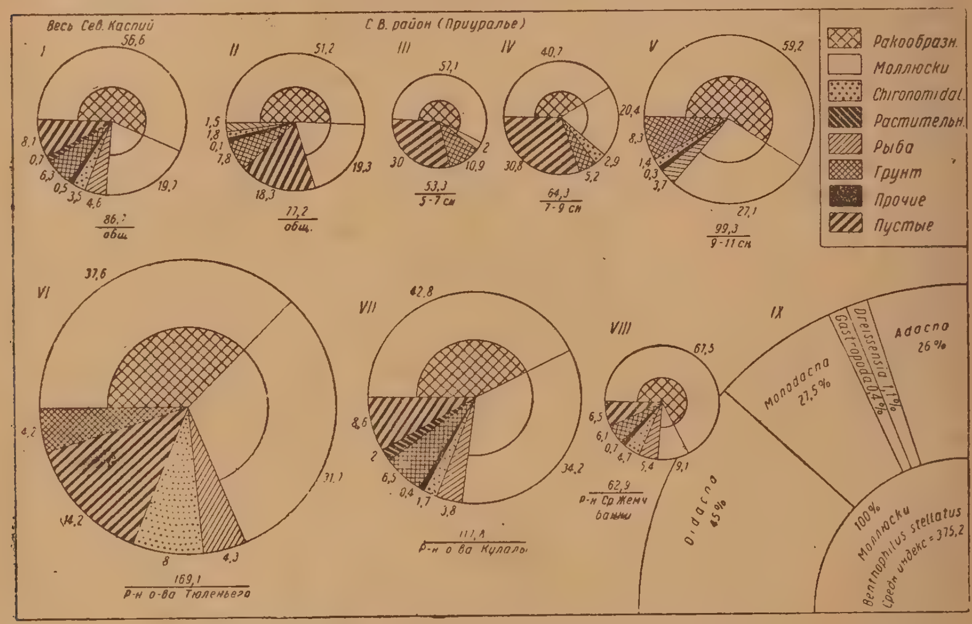


Рис. 3. Пищевые спектры бычков Северного Каспия

грунтов не является однородным, в восточной части его живут Didacna trigonoides, в западной—Didacna barbot-de-marnyi, Dreissensia caspia, часто Mytilaster lineatus и Gastropoda. Западный участок жестких грунтов совпадает с языком вливающихся в Северный Каспий соленых вод Среднего Каспия, благодаря чему фауна этой западной части твердых грунтов несколько отличается от восточной ее части и здесь уже встречаются формы, характерные для комплексов Среднего Каспия.

Что касается биомассы бентоса, то она может быть охарактеризована следующим образом: северо-восточный район Северного Каспия, откуда мы располагаем материалом по питанию бычков с трех станций, по данным Бирштейна, характеризуется относительно меньшей биомассой, которая в этом районе колеблется от 5 до 50 г на 1 м². Район острова Кулалы характеризуется более высокой биомассой, которая здесь в западном направлении от острова достигает 100 г и более на 1 м². Восточнее острова Кулалы биомасса бентоса колеблется в пределах 10—25 г на 1 м², то же самое и в районе форта Урицкого. Район острова Тюленьего и к востоку от него характе-

ризуется биомассой бентоса от 10 до 100 г на 1 м², достигая в некоторых местах к востоку от острова более 100 г на 1 м². Для района Средней Жемчужной банки, биомасса бентоса колеблется в пределах 5—50 г на 1 м².

Переходим к характеристике питания бычков по отдельным районам.

Восточный район Северного Каспия

Все три станции, взятые нами в этом районе, находятся в зоне твердых грунтов с наименьшей для Северного Каспия биомассой бентоса, находящейся в пределах до 25 г на 1 м². Как видно из рисунка 3, № 2, в отношении питания бычков этот район характеризуется большим потреблением Crustacea, составляющим в среднем 51,2% всего содержимого кишечников, в то время как моллюски в среднем дают 193%. 79,8% всех ракообразных дают Amphipoda (Gammaridae 36,9% и Corophiidae 41,9% всех ракообразных). Cumacea составляют в среднем 7,4% содержимого, или 14,1% всех ракообразных. Среди моллюсков ведущую роль играет Dreissensia polymorpha, дающая 14% содержимого кишечников, или 59,4% всех моллюсков. Затем идут Adacna—в среднем 2,7%, или 26,1% всех моллюсков, и, наконец, мало значащие в питании бычков этого района Monodacna—1% и Cardium edule — 0,6%. На рис. 3, № 3—5 изображены пищевые спектры для различных возрастов бычков этого района. Картина в общем ясна и весьма сходна с той, которую мы дали для Gob. fluviatilis по всему Северному Каспию. Отметим лишь, что на этих рисунках может быть прослежена некоторая зависимость между количеством ракообразных в кишечнике и количеством песка, т. е. что, повидимому, грунт в основной своей массе захватывается бычками при заглатывании ракообразных (скорее всего с Corophiidae).

Главнейшей пищей в этом районе для бычков являются Dreissena polymorpha, Gammaridae и Corophiidae[1].

Район острова Тюленьего и к востоку от него

Станции данного района расположены в зоне комплекса жестких грунтов с биомассой бентоса, колеблющейся в пределах от 5 до 50 г на 1 м², но местами доходящей и до 100 г на 1 м² (главным образом Didacna). Рис. 3, № 6 изображает пищевой спектр для бычков этого района. Ракообразные, как и моллюски, в питании бычков этого района представлены примерно одинаково. Из Crustacea наиболее массовыми формами здесь являются Corophiidae, составляющие 12% содержимого кишечников, или 61,7% всех ракообразных, и Gammaridae, составляющие 22% содержимого кишечников, или 34% всех Crustacea. Mysidae в питании бычков этого района отсутствуют. Cumacea составляют 4,3% всех ракообразных, или 3,6% всего содержимого кишечников. Из моллюсков в пище бычков наиболее широко представлены Didacna, составляющие 35,8% всех моллюсков, Monodacna—40% и Dreissensia—16,8% всех моллюсков.

Район острова Кулалы

Станции этого района расположены как на жестких грунтах (западнее острова), так и главным образом на мягких грунтах (восточнее острова, а также к северу от него). При этом комплекс

[1] Позднее нами было обработано 520 бычков из этого района. Общая характеристика питания бычков в этом районе принципиально остается той же, которую мы даем на основании материалов настоящей работы.

жестких грунтов, так же как и в районе острова Тюленьего, носит отпечаток Среднего Каспия. Средний индекс наполнения для этого района—117,8%—говорит о меньшей интенсивности питания по сравнению с районом острова Тюленьего и бо̀льшую по сравнению с северо-восточным районом Северного Каспия (рис. 3, № 7).

Среди моллюсков, как и в северо-восточном районе, ведущее место занимают Dreissensia, составляющие в среднем 15,3% содержимого кишечников, или 57,3% всех моллюсков. К встречавшимся до сих пор в кишечниках бычков моллюскам здесь прибавляется Cardium edule—10% всего содержимого кишечников, или 14,7% всех моллюсков, и Mytilaster—10,2% всех моллюсков. Adacna здесь составляют в среднем всего 0,8%, Didacna—5,1% и Monodacna—0,8% всего содержимого кишечников. Среди Amphipoda, составляющих 61,5% всех ракообразных, на первом месте стоят Gammaridae, дающие 31,5%, и Corophiidae—20% всех ракообразных. Весьма существенны в питании бычков этого района Cumacea, дающие в среднем 15,2% всего содержимого кишечников, или 31,5% всех ракообразных.

Район Средней Жемчужной банки

Станции, взятые нами в этом районе, расположены преимущественно на мягких грунтах и только часть из них находится на жестких грунтах. Интенсивность питания бычков в этом районе может быть охарактеризована как наименьшая из всех рассматриваемых нами районов, приближаясь к интенсивности питания бычков в северо-восточном районе. Характер питания бычков в этом районе также близок к тому, что мы наблюдаем в северо-восточной части Северного Каспия. Средний индекс наполнения из рассматриваемого района равен 62,9 (рис. 3, № 8).

Главнейшую пищу бычков в районе Средней Жемчужной банки составляют Crustacea—67,4% всего содержимого кишечников. 43,2% содержимого кишечника, или 66,8% всех ракообразных, составляют Amphipoda (из них Gammaridae 27,8% всего содержимого, или 46,4% всех Crustacea). Cumacea составляют в среднем 16,7%, или 21,3% всех Crustacea, Mysidae — соответственно 7,5 и 11,8%. Моллюски в питании бычков этого района не играют существенной роли, они составляют всего 9,1% в среднем всего содержимого кишечников. Среди них Cardium edule—34,1% всех моллюсков, Didacna—30,6%, Dreissensia—15,7% и Adacna—14,5%. Весьма незначительно представлены Monodacna и Mytilaster; Gastropoda, так же как и в остальных районах, представлены очень скудно.

Общая характеристика питания бычков во всем Северном Каспии следующая: важнейшими группами в питании семейства Gobiidae Северного Каспия являются Crustacea и Mollusca (рис. 3, № 1). Crustacea составляют в среднем 56,6% содержимого кишечников и моллюски—19,7%. Среди Crustacea Amphipoda дают 35,4% всего содержимого кишечников, причем Gammaridae составляют 41% всех Crustacea и Corophiidae 15,8% всех Crustacea, Cumacea—15,5% содержимого, или 24,4% всех ракообразных. Mysidae составляют 4,7% всего содержимого кишечника.

Весьма незначительна в питании бычков роль Ostracoda — 0,9% и Axelboeckia —0,1% содержимого кишечников. В кишечниках бычков Axelboeckia была встречена лишь у трех экземпляров Gob. fluviatilis в северо-восточной части Северного Каспия. Можно с уверенностью сказать, что этот организм не служит пищей для бычков, несмотря на то, что в Северном Каспии он встречается в значительных количествах. Среди моллюсков Dreissensia составляют 8,2% содержимого кишечников, или 49,5% всех моллюсков. Cardium edule

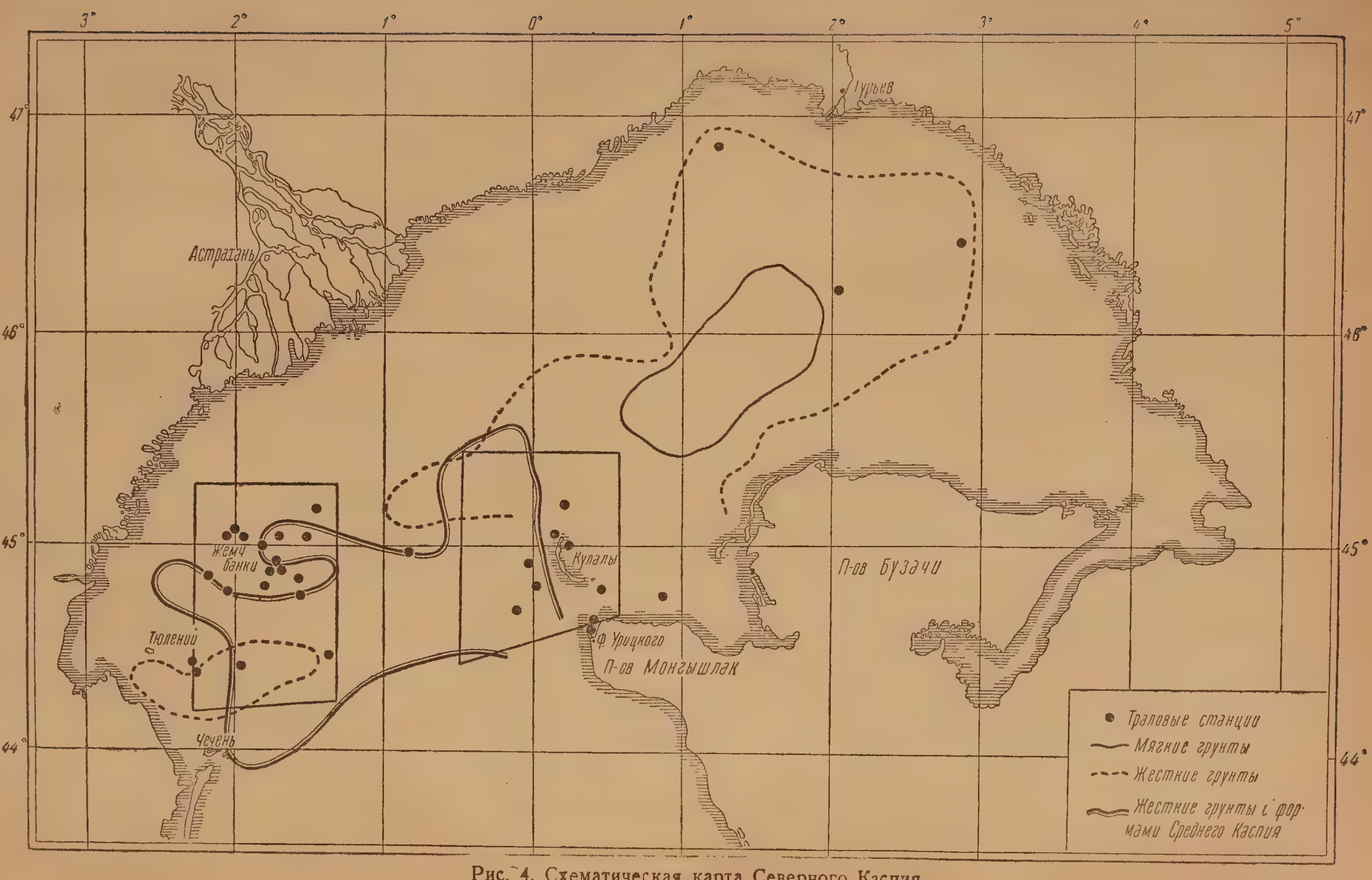


Рис. 4. Схематическая карта Северного Каспия

составляют 5,5% содержимого, или 15,4% всех моллюсков. Затем в убывающем порядке по своему пищевому значению у бычков располагаются Didacna —3,3% содержимого кишечников, или 12,5% всех моллюсков, Adacna —1,1%, Monodacna —0,7%, Mytilaster —0,4% и, наконец, мелкие Gastropoda (Nuretina, Micromelania и др.), встречающиеся в кишечниках бычков довольно редко и составляющие в среднем всего 0,5% содержимого кишечников.

Мелкая рыба (главным образом мелкие бычки и реже атеринка) в питании бычков Северного Каспия занимают заметное место и составляют в среднем 4,6% содержимого кишечников. Личинки и куколки Chironomidae составляют в среднем 3,5% содержимого кишечников бычков, грунт составляет 6,3% содержимого. Последний, не являясь по своей природе питательным материалом, повидимому, захватывается бычками как „принудительный ассортимент“ с определенными пищевыми организмами. Что касается растительности (Zostera), составляющей 0,7%, то следует указать, что она встречается только в кишечниках бычков из района острова Кулалы, больше у младших возрастов Gob. melanostomus и Gob. caspius и значительно меньше у Gob. fluviatilis. В этом районе, встречаясь за редким исключением во всех кишечниках, она составляет в среднем 2% всего содержимого кишечников. У С. А. Зернова (3) есть указание, что живущие в прибрежных районах различные Amphipoda используют в качестве пищи некоторую растительность и, в частности, морскую траву (Zostera). В районе острова Кулалы поля Zostera достигают больших размеров и, повидимому, вместе с ракообразными обрывки морской травы попадают в кишечники бычков. Указанные пищевые группы и отдельные их компоненты остаются типичными для всех видов бычков и районов Северного Каспия, нами рассматриваемых. В разных районах и у различных видов бычков изменяется лишь соотношение различных компонентов пищи, давая общее однообразие пищи в пределах групп, указанных выше, что и позволило нам объединить весь наш материал. Указанное однообразие пищи бычков стоит, повидимому, в связи с однообразием донной фауны Северного Каспия, с одной стороны, и, с другой—с тем, что ряд форм, имеющихся в Северном Каспии, не идет в пищу бычкам. Пустые желудки по Северному Каспию составляют 8,2%.

О количественном распределении бычков в Северном Каспии

Для определения количества бычков в Северном Каспии нами было произведено 74 тралирования в северо-восточном районе Северного Каспия, 30 тралирований в районе острова Кулалы и 38 тралирований в районе Средней Жемчужной банки. Тралирование во всех случаях производилось 12-футовым мальковым тралом в течение 20 минут на каждой станции. Обработав данные траловых уловов, мы получили 6 кг бычков на час траления в северо-восточном районе, 23 кг в районе острова Кулалы и 21 кг в районе Средней Жемчужной банки. Уже эти цифры указывают на относительно бóльшую плотность населения бычков в районе острова Кулалы, меньшую в районе Средней Жемчужной банки и еще меньшую в северо-восточном районе. Н. М. Книпович (11) определяет площадь Северного Каспия равной 121 000 км² (точно 120 997 км²), площадь района острова Кулалы составляет 6,9% всего Северного Каспия, площадь Средней Жемчужной банки и острова Тюленьего—6,6%. В абсолютных цифрах это выразится соответственно 8 349 и 7 986 км² (районы на карте обведены черной линией).

По расчетам А. А. Шарыгина, рабочее раскрытие 12-футового трала равняется 2 м при скорости судна около 5 км в час, т. е. при

скорости, близкой к той, которую имели наши суда при тралении. Определив количество часов, потребных для того, чтобы обловить площади вышеназванных районов, и зная величину среднего улова бычков на час траления для данного района, мы получаем величину, характеризующую возможный улов бычков в пределах рассматриваемого района при данных орудиях лова. Для района острова Кулалы это выразится в 192 тыс. центнеров, для района Средней Жемчужной банки—в 167 тыс. центнеров (округленные цифры).

Принимая во внимание несовершенство трала как орудия лова для бычков, исключительно дневной лов нами бычков и другие данные и соображения, названные цифры следует считать преуменьшенными.

ВЫВОДЫ

Исходя из вопросов, поставленных нами вначале, итоги настоящей работы и выводы могут быть изложены следующим образом.

1. По степени интенсивности питания бычков в районах, нами рассмотренных, эти районы могут быть разбиты на две группы: первая группа—районы северо-восточной части Северного Каспия и Средней Жемчужной банки с относительно меньшей интенсивностью (средние индексы наполнения соответственно 77,2 и 62,9) и вторая группа: район острова Тюленьего и к востоку от него, а также район острова Кулалы с относительно большей интенсивностью питания (средние индексы наполнения соответственно 169,1 и 117,8). Сопоставив эти данные с данными по биомассе бентоса, мы видим, что первая группа районов с меньшими показателями биомассы бентоса характеризуется и относительно меньшим индексом наполнения кишечников, а станции, относящиеся ко второй группе районов и находящиеся преимущественно в зоне относительно высокой биомассы бентоса, характеризуются более высокими индексами наполнения кишечников.

2. Основными пищевыми группами Gob. fluviatilis, Gob. caspius и Gob. melanostomus являются моллюски и ракообразные.

В питании Gob. fluviatilis из ракообразных относительно большее значение имеют Gammaridae, Cumacea и Corophiidae. Меньшее значение имеют другие ракообразные, моллюски и Chironomidae.

Питание Gob. caspius, имеющего в общих чертах характер питания, сходный с питанием Gob. fluviatilis, имеет все же некоторые качественные отличия. Так, например, несколько меньшее значение имеют Gammaridae, Corophiidae и Cumacea, но зато несколько повышается значение Mysidae в питании этого вида. Несколько повышается значимость таких моллюсков, как Adacna, Didacna и Card. edule. По сравнению с Gob. fluviatilis уменьшается значимость рыбы. Что касается Gob. melanostomus, то из ракообразных несколько большее значение имеют Mysidae и Cumacea; Corophiidae и Gammaridae имеют меньшее значение. В отношении моллюсков бросается в глаза преобладание Dreissensia, в то время как остальные моллюски имеют меньшее значение.

3. То, что имеется различное соотношение отдельных групп ракообразных у различных возрастных групп бычков (таблицы приведены выше), то, что Monodacna совершенно отсутствует в кишечниках Gob. caspius, Mytilaster отсутствует у Gob. fluviatilis и Gob. caspius, то, что Chironomidae ни в одном случае не встречались в кишечниках Gob. caspius,—позволяет нам в известной степени говорить о наличии у бычков избирательной способности. Добавим еще к этому, что исследованные нами кишечники Benthophilus stellatus из района острова Кулалы были набиты исключительно Didacna, Mondacna и Adacna, в то время как Gobiidae в этом районе питаются преимущественно Dreissensia и Cardium edule. Отметим, что как

различные Gobiidae, так и Benthophilus в одних и тех же местах ловились одним и тем же орудием лова. Литературные данные (Воробьев, Ильин) также говорят о наличии избирательной способности у бычков (сем. Gobiidae) Черного моря.

4. Питание самок и самцов не имеет никакого различия.

5. Самки всех рассмотренных нами видов питаются наименее интенсивно в период, предстоящий нересту. Так, средний индекс наполнения кишечника Gob. fluviatilis для самок с половыми продуктами, заполняющими полость тела, понижается до 12,8, для Gob. caspius—до 19,5. Более высокими остаются в этот период индексы для самок Gob. melanostomus и Benthophilus stellatus—у первых около 100, у вторых 150 и более.

Такой высокий индекс сохраняется за счет раковин моллюсков, находящихся в кишечнике, в то время как, собственно, тело этих моллюсков уже переварено. Что касается вопроса о том, прекращают ли самки бычков питание во время нереста совершенно, то следует сказать, что если это и имеет место, то весьма непродолжительное время, так как пойманные, только что отнерестившиеся самки уже имели в кишечниках свежезаглоченную пищу. В несколько меньшей степени подобная картина наблюдается и у самцов.

6. Сравнение интенсивности питания бычков по видам указывает на то, что наибольший индекс наполнения кишечников наблюдается у Gob. melanostomus, минимальный у Gob. fluviatilis, Gob. caspius занимает промежуточное положение.

Что касается изменения интенсивности питания бычков по возрастам, то из изложенного выше материала следует, что интенсивность питания бычков падает с возрастом. Подобная картина, впрочем, характерна для многих других животных. Исключение в данном случае составляет последняя возрастная группа Gob. fluviatilis, что, возможно, связано с моментом массовой откормки в данное время в данном месте. Весь же ход кривой, характеризующей интенсивность питания Gob. fluviatilis, говорит о падении интенсивности питания с увеличением возраста.

7. Какой-либо закономерности в изменении интенсивности питания бычков по месяцам проследить не удается ввиду отсутствия посезонных сборов. Это видно из таблицы средних индексов для различных видов бычков в отдельные месяцы сбора материала.

8. Результаты обработки траловых станций, в течение дня и взятых примерно в одном и том же районе показывают, что наиболее интенсивное питание бычков падает на утренние часы.

9. Средний индекс наполнения кишечников бычков для Северного Каспия определен нами равным 86,7. Эта величина индекса соответствует примерно отношению веса пищи бычков к весу самих бычков, как 1 : 100, т. е. при определенной нами величине запасов бычков в районе Средней Жемчужной банки—167 000 центнеров, количество пищи, содержавшейся в кишечниках бычков, равно 1 670 центнеров.

Самые скромные расчеты показывают, что количество пищи, потребляемой бычками в этом районе в течение года, выразится цифрой в 33 400 тонн. Таким образом, мы можем говорить о цифрах порядка 150—200 тыс. тонн пищи, потребляемой бычками по всему Северному Каспию в течение года.

10. Принимая во внимание указанные нами выше цифры возможных уловов бычков в некоторых районах Северного Каспия, одним из основных выводов нашей работы должно явиться указание на необходимость организации промысла бычков в Северном Каспии. Состоятельность такого вывода обусловливается, во-первых, значительными количествами бычков, населяющих Северный Каспий, во-вторых, тем, что бычки, поедая значительные количества пищи

Вид	Месяц сбора		
	Июнь	Июль	Август
	средний	индекс	наполнения
Gob. fluviatilis . . .	67,4	63,0	79,2
Gob. caspius	77,9	63,9	117,5
Gob. melanostomus	160,0	130,8	95,0

(беспозвоночные животные), сами не являются существенным пищевым объектом для промысловых рыб Северного Каспия[1] и, таким образом, выводят из круговорота значительные количества органического вещества.

Выражаю благодарность проф. Л. А. Зенкевичу за руководство и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Blegvad H., On the Food of fishes in the Danish Waters within the skaw, Report of the Danish Biological station, 24, 1916.—2. Воробьев В. И., Питание Gob-melanostomus Азовского моря, Отчет Азчерниро, 1934.—3 Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.—4. Чугунов Н. Л. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты р. Волги, Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. V, в. 1, 1923.—5. Borcea, Revision systématique et distribution géographique des Gobiides de la mer Noire et particulierement des l'eaux Roumaines, Annales scient. de l'université de Jassy, t. XIX, 1934.—6. Ильин Б. С., Бычки Черного и Азовского морей (рукопись).—7. Золотницкий, Аквариум любителя, 1916.—8. Кувшинников, Промысел и биология бычков Егорлыцкого и Тендровского района (рукопись).—9. Бирштейн Я. А., Распределение биомассы бентоса Северного Каспия (рукопись).—10. Книпович Н. М., Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 гг., 1921.

THE NUTRITION OF GOBIES (GOBIIDAE) IN THE NORTH CASPIAN

by N. M. Kinalew

Summary

The present work shows the results obtained in studying 1032 intestines of gobies (Gobius fluviatilis, Gobius melanostomus, Gobius caspius, Benthophilus stellatus and others), which were collected in the North Caspian during the summer of 1934. Some data from literature concerning the nutrition of gobies are quoted in the work (Blegvad, Borcea, Vorobyev, Ilyin and others). Quantitative (weight) methods introduced by Blegvad, were applied by the author to the working up of the material collected. According to those methods, the ratio of the weight of the intestine content to that of the fish represents a value termed the index of the intestine content and serving to characterize the intensity of feeding. Mean indices were obtained for different species, diverse regions and so on, which makes it possible to form an opinion as to the relative intensity of feeding among various groups of fish (according to species, ages, regions and so on). Apart from the charac-

[1] См. следующие работы: 1. Державин А. Н., Севрюга, биологический очерк.—2. Державин А. Н. Питание леща, Тр. Астрах. ихт. лаб., т. IV, в. 3, 1918. 3. Державин А. Н., Питание воблы, Тр. Астрах. ихт. лаб., т. III, в. 4, 19 5.—4. Никифоровская Т., К вопросу о питании молоди судака Восточно-Каспийского района, Тр. ВКНРХ, Ст., т. VII, в. 4, 1931. -5. Белогуров А. Я., Питание осетровых Каспийского моря (рукопись).—6. Роганов А. Н., Каспийский тюлень и его промысел, Тр. ВКНРХ, Ст., т. V, в. 4, 1931 г. и др.

teristics of the goby nutrition, the work contains some data with regard to a possible catch of gobies in two regions of the North Caspian as well as a computation of the quantity of food consumed by gobies in the course of a year.

The principal results may be enumerated in the following way:

1. In the nutrition of Gob. fluviatilis Gammaridae, Corophiidae and Cumacea are of a greater importance as compared with other Crustacea, as well as with molluscs and Chironomidae.

In the nutrition of Gob. caspius though it presents some traits of likeness with that of Gob. fluviatilis, the significance of Gammaridae, Corophiidae and Cumacea appers to be somewhat lassened, while that of Mysidao is seen to increase to a certain extent. The latter is true with respect to such molluscs as Adacna, Didacna and Cardium edule.

As to the nutrition of Gob. melanostomus, Mysidae and Cumacea may be said to play therein a relatively more important pait, than Corophiidae and Gammaridae. Among molluscs Dreissensia are found to predominate.

2. The intensity of the goby feeding, according to species, is characterized by the following figures: the index of the intestine content for Gob. fluviatilis is equal to 63.2, for Gob. caspius to 83.5 and for Gob. melanostomus to 121.4. A certain reduction of index may be observed with age, which, however, is typical for many other animals.

3. There exist no differences between the nutrition of males and that of females.

4. A comparison of results from the intestine analysis with data on the biomass of the benthos indicates, that stations in sea-regions near the mouth of the Ural and the Sredne-Gemchujnaya Bank, i. e., in the regions with lower indices of the biomass, are characterized by lower indices of content (mean indices being 77.2 and 62.9 respectively). The regions of the Tuleny and Kulala islands are characterized by a relatively larger biomass, having at the same time higher indices of content (mean indices being 169.1 and 117.8 respectively).

5. On the ground of a number of facts it becomes possible to assume a certain selective power to be possessed by the goby.

6. The mean index of the intestine content in females of Gob. fluviaiilis, with sexual products filling up the body cavity, drops to 12.8 and tn Gob. caspius to 19 5. In Gob. melanostomus and Benthophilus stellatus, in whose nutrition molluscs play an essential rôle, indices are found to be higher at that time (100 and 150 respectively). Feeding, even in the case of its cessation for a short time by the period of spawning, is soon resumed, for gobies directly after this process, show in their intestines food freshly consumed.

7. Gobies feed most intensively during morning hours (from 5 till 9 a. m.).

8. Figures of a possible catch of gobies for two regions of the North Caspian are established on the ground of a computation from data on the actual catch in those regions.

Thus, the figure of a possible catch of gobies for the region of the Sredne-Gemchujnaya Bank equals 167,00) centners, that for the regions of the Island of Kulala—192,000 centners. It was calculated, that in the region of the Sredne-Gemchujnaya Bank the annual food consumption of gobies reached 33,400 tons, in reason of which the quantity of food consumed by gobies in the whole northern part of the Caspian Sea during a year is to be found within the range of 150—200,000 tons.

9. In conclusion the writer raises the question as to the necessity of organizing goby fisheries in the North Caspian.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVI 1937 г. ВЫП. 4

О ГРУППИРОВКАХ ЛИТОРАЛЬНЫХ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ ПО БИОЛОГИИ ПИТАНИЯ

Л. В. Арнольди и К. Р. Фортунатова

Севастополская биологическая станция Академии наук СССР (дир.—акад. С. А. Зерков.)

Вопрос о биологической группировке рыб по характеру питания поднимался уже многократно и основные типы питания рыб общеизвестны. Эти основные группировки можно представить в следующем виде: I—хищные, питающиеся главным образом рыбой; II—хищные, питающиеся мелкой животной пищей, крупными планктическими организмами и нектобентосом (по преимуществу ракообразными). Эта группа по немецкой терминологии обозначается как „Kleintierfressern"; III—бентоядные, питающиеся главным образом донными моллюсками и червями; IV—планктоноядные; V—детритоядные; VI—растительноядные.

Приведенная схема подразделения является синтетической, т. е. составленной по наиболее широко распространенной терминологии, заимствованной у различных авторов. Значительное большинство существующих схем относится к классификации пресноводных рыб. Чаще всего в литературе встречаются следующие общие схемы:

I

А. Мирные рыбы
1. Животноядные
2. Растительноядные
Б. Хищники или рыбоядные
Классификация J. Susuta (4)

II

А. Растительноядные
Б. Животноядные
1. Хищные — рыбоядные
2. Мирные — беспозвоночные
В. Смешанный тип
по В. К. Солдатову (3).

Schäperclaus (5) на основании литературных данных, главным образом Schiemenz, приводит несколько более диференцированную схему:

А. Растительноядные
Б. Животноядные, питающиеся мелкими животными
1. Планктоноядные
2. Рыбы донного питания
3. Рыбы прибрежного питания
В. Хищные

Другие современные схемы исходят из основных экологических группировок, разделяя рыб на планктоноядных, бентоядных и нектоядных. М. С. Идельсон (2) классифицирует рыб Баренцова моря, затронутых исследованием, сходным образом, выделяя тоже три основные группы, заменяя последнюю из приведенных выше группой рыб со смешанным питанием.

Попытка классифицировать по питанию рыб Каспийского моря была произведена Л. В. Арнольди (1). Автором намечены 6 групп:

А. Хищные рыбы (сом, жерех, судак, белуга, хищные сельди).

Б. Смешанная группа: хищно-бентоядная (осетр, шип, некоторые бычки).

В. Бентоядные (кутум, сазан, севрюга).

Г. Смешанная группа: детрито-бентоядные (вобла, лещ).

Д. Детритоядные (белоглазка).

Е. Планктоноядные (кильки, сельди—Caspialosa volgensis, C. caspia typica).

Необходимо отметить, что большинство представителей этих групп в отдельных случаях могут временно переходить на другой корм, который можно рассматривать в некоторых случаях как вынужденный.

Все приведенные выше схемы строились на основании преобладающего пищевого спектра различных видов рыб без учета биологических особенностей питания. Между тем классификация, построенная на основании способов добывания пищи, имеет не меньшее значение для понимания пищевых зависимостей и экологии классифицируемых видов. Подобную классификацию мы находим в работе Schiemenz (6), который разделяет рыб по основному способу нахождения ими пищи на четыре группы: 1—караулящие, 2—преследующие, 3—пасущиеся, 4—процеживающие.

Однако эта схема далеко не охватывает всего разнообразия группировок, существующих в морских водоемах, что зависит от большого числа пищевых цепей в море.

Опыт работы авторов на Каспийском море показал, что рыбы, относящиеся к одному спектру питания, могут иметь совершенно различные значения в балансе водоема. Еще более четко это различие выявилось при экспериментальном изучении питания рыб, начатом авторами на Севастопольской биологической станции Академии наук в 1935 г.

Результаты экспериментальных работ показали, что рыбы, относящиеся формально к одному типу питания, т. е. являющиеся принципиальными хищниками или зоофагами, могут в зависимости от способов добывания пищи иметь различные поддерживающие рационы и кормовые коэфициенты. Во многих случаях способ добывания пищи как признак для характеристики вида выступает на первый план, оставаясь по большей части постоянным, в то время как спектр питания у большинства видов рыб меняется в течение года в зависимости от сезона и места пребывания.

Поэтому в прилагаемой ниже классификации учитываются оба вышеуказанные момента: спектр питания и способ добывания пищи. Беря за основу общепринятые подразделения по основному спектру питания, мы намечаем следующие группировки:

А. Хищники питаются в основном рыбами. Как правило, в пищевой спектр видов этой группы входят крупные беспозвоночные, относящиеся к нектону[1], нектобентосу и вагильному бентосу.

I тип. Хищники, ведущие донный образ жизни и подстерегающие добычу, как правило, маскируются и хватают добычу на расстоянии, не требующем для этого значительного перемещения. Сюда принадлежат в первую очередь рыбы, зарывающиеся в грунт, как, например, камбалы, T. rachinus Uranoscopus, или неподвижно сидящие среди камней или зарослей водорослей, как, например, Scorpaena, Gobiidae.

II тип. Хищники, подстерегающие добычу, но не связанные с дном. Как и первый тип, маскируются, подражая зарослям водных растений, откуда бросаются на добычу, нередко преследуя ее на значительном расстоянии. Большей частью хорошие пловцы. Пример—Serranus. В Черном море этот тип представлен слабо, являясь в основном характерным для пресных вод (щука, судак, окунь).

---

[1] Сюда мы относим и активно подвижных ракообразных, совершающих периодические миграции,—креветок.

III тип. Хищники литоральной зоны. Активно разыскивают и преследуют добычу, бо́льшую часть года держась вблизи дна. Охотно поедают нектобентос и вагильный бентос. Пример—Acanthias, Huso, Acipenser güldenstädti, Gadus и т. д.

IV тип. Хищники пелагической зоны. Держатся главным образом вдали от берега в толще воды, преследуя мелких пелагических стайных рыб, сюда относятся Scombridae, Pomatomius, Belone и крупные сельди.

Б. Зоофаги[1]. Рыбы, питающиеся преимущественно нектобентосом, вагильным бентосом и нектоническими ракообразными.

V тип. Зоофаги, связанные по своему образу жизни с дном, значительную часть жизни проводящие на дне, непосредственно соприкасаясь с грунтом, камнями или водорослями, плохие пловцы. Питаются донными ракообразными, червями и моллюсками, иногда заглатывают и мелких рыб.

1. Подтип нащупывающих, т. е. разыскивающих пищу на дне при помощи усиков. Питаются либо мелкими крабами (Pilumnus, Xantho Porcellonidae), отшельниками (Diogenes), креветками и бокоплавами, либо мелкими моллюсками (Divaricella, Tellina, Syndesmia), червями (Polychaeta) и наиболее мелкими ракообразными (Gammaridae). Первый тип питания характерен для Ophidion motella; второй—для Mullus. В обоих случаях иногда заглатываются мелкие донные рыбы (молодь Gobius ammodytes и даже Scorpaena).

2. Подтип. Рыбы, основу питания которых составляют моллюски: Syndesmia, Tellina, Mytilus (молодь), Loripes, Venus и Topes (молодь) и другие мелкие моллюски. Пример—виды рода Crenilabrus: Cr. pavo, Cr. ocellatus, Cr. quinquemaculatus и Cr. griseus.

VI тип. Зоофаги, по образу жизни непосредственно не связанные с дном. Хорошие пловцы.

1-й подтип. При обилии мелкой рыбы отчасти хищничают, вообще поедая рыбу неохотно. В спектр питания этого типа входят креветки, Upogepia, Amphipoda и гетеронереиды; у более крупных видов этого типа—крабы (по преимуществу Pilumnus и Portunnus), а также различные мелкие плавающие животные. Сюда относятся Corvina, Umbrina, Smaris.

2-й подтип. Рыбы, по типу животного питания сходные с предыдущим подтипом (исключая питание рыбами), но в значительной мере питающиеся и водорослями, преимущественно Ulva, Entheromorpha и другими, главным образом зелеными. Пример: Sargus, Charax.

В. Фитофаги. Рыбы, питающиеся преимущественно зелеными водорослями, перечисленными в предыдущем подтипе.

VII тип. Этот тип представлен в Черном море очень скудно. Нам известно лишь несколько видов Blennius (Bl. sanguinolentus, Bl. tentacularis), принадлежащих к этому типу питания. Нужно отметить, что в аквариумах они легко переходят на животную пищу.

Г. Бенто-дефритофаги питаются органическим дефритом, отлагающимся в верхних слоях грунта, а также и микроскопическим растительным и животным населением, обитающим здесь.

VIII тип. Как и предыдущий тип, мало распространен среди рыб Черного моря. Наиболее характерными представителями являются кефали (Mugil и Liza), в питание которых входит детрит, а также донные диатомовые, инфузории, донные Copepoda и т. п. Как примесь, особенно у крупных особей, встречаются более значительные по величине животные и даже мелкие рыбы.

Д. Планктофаги. Рыбы, питающиеся растительным и животным планктоном; по преимуществу пелагические виды.

---

[1] Применяется вместо немецкого термина Kleintierfresser.

Эта группа детально нами не рассматривается, так как изучена слабо. Надо думать, что и в ней можно наметить несколько биологических подразделений. В частности, известно, что более крупные виды этой группы нередко хищничают, что не наблюдается у мелких. Сюда относится ряд видов, весьма распространенных в Черном море: Engraulis, Spratella, Sardinella, Clupeonella, некоторые виды Caspialosa и отчасти Scomber.

Разобранная в прилагаемой статье схема основана лишь на более или менее достоверных данных о характере питания упомянутых в тексте видов. Вполне вероятно, что при большем числе изученных видов и более углубленном анализе годового хода питания в нашу схему придется внести ряд исправлений и дополнений.

Тем не менее мы надеемся, что и в настоящем виде предлагаемая нами схема явится отправной точкой для дальнейшего изучения питания рыб и поможет выяснению пищевых цепей в Черном море.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В., Материалы по питанию промысловых рыб юго-западной части Каспия (in litteris) — 2. Идельсон М. С, Материалы по питанию рыб Баренцова моря, Русск. гидроб. журн., т. VIII, 1929. — 3. Солдатов В. К., Промысловая ихтиология Часть I. Общая ихтиология. 1934.—4. Sussua J., Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen, Stettin, 1905. — 5. Schäperclaus W., Die natürliche Ernährung der jungen Bachforelle in Teichen, Zeitschrif f. Fisch., Bd. XXVI, H. 4. 1928. — 6. Schiemens P., Die Nahrung unserer Süsswasserfische, Die Naturwissenschaften, Bd. 12, 1924.

ON GROUPINGS OF LITTORAL FISHES IN THE BLACK SEA ACCORDING TO THE BIOLOGY OF FEEDING

by L. V. Arnoldy and K. R. Fortunatova

(Sebastopol, Biological Station of the Academy of Sciences of the USSR)

Summary

Since the year 1935, the authors have carried out an experimental study of fishes of the Black Sea. The results of this work show, that fishes usually considered of the same type as to the mode of their feeding may have different food requirements and food-stuff coefficients. In many cases the manner of obtaining food, characteristic for a certain species, comes to the foreground, remaining for the most part constant, while the qualitative composition of food consumed is found in most species of fish to change with seasons and habitats.

In the classification, given by the authors, both above indicated characters are taken into account, namely: the composition of food and the way in which it is obtained.

РЕЦЕНЗИИ

А. Н. Промптов. Птицы в природе. Руководство для определения и изучения птиц в природных условиях. Утверждено Наркомпросом РСФСР. Государственное учебно-педагогическое издательство. Москва, 1937 (стр. 1—330, 2 таблицы в красках, 200 черных рисунков, цена 4 руб. 75 коп.).

Среди нашей литературы по орнитологии, вообще говоря, достаточно богатой, до сих пор не существовало книг, давно уже имевшихся на других языках, а именно руководств для определения птиц на расстоянии в природных условиях, а не по убитым или препарированным экземплярам. Необходимость в издании такого руководства была весьма велика и в особенности возросла в связи с развитием экологических исследований. Рецензируемая книга восполняет этот пробел, правда, только в отношении части нашей территории (Европейская часть Союза без крайнего Севера, Заволжья и Западной и Южной Украины).

Задача составления руководства подобного рода представляется, вообще говоря, крайне трудной. Трудности заключаются прежде всего в определении круга лиц, для которых такая книга должна предназначаться. Обычно такие книги пишутся с расчетом на начинающих исследователей. Едва ли это правильно, так как нам кажется, что никакое определение птиц в природе по книгам и определительным таблицам невозможно без наличия общего с ними знакомства. А. Н. Промптов стремился сделать свою книгу максимально доступной для неподготовленного или мало подготовленного читателя, однако нам кажется, что реальную пользу составленный им определитель принесет широкому кругу лиц (преподавателям, студентам, краеведам), но только имеющим уже известную подготовку в области орнитологии.

С другой стороны, распознавание птиц в природе как известный определенный этап их изучения возможно лишь на фоне определенных сведений по экологии птиц — при знакомстве с основными периодическими явлениями в жизни птиц, с их распределением по биотопам и т. п. Поэтому следует признать вполне правильным то большое внимание, которое А. Н. Промптов уделил в своей книге общему очерку биологии наших птиц, и отведенное этому очерку значительное место (стр. 1—152) отнюдь не кажется нам слишком большим.

Книга составлена в общем по такому плану. Часть первая, состоящая из шести глав, озаглавлена «Методика наблюдений над птицами». В ней даются общие указания о целях и условиях полевой работы в области орнитологии, а также — в сжатой, но весьма содержательной форме — важнейшие современные данные по биологии птиц: описывается годовой цикл их жизни, в частности, явления перелетов, размножения, линьки, питания, а также распределение по стациям, сезонные аспекты авифауны, вопрос о плотности населения и количественном учете и т. д. Весь материал по биологии птиц расположен применительно ко времени года (годовой цикл, зима, весна, лето, осень). Такое расположение вполне соответствует назначению книги. Эта вводная часть книги очень удачна — в ней содержится много свежих и часто оригинальных данных и она является хорошим введением в изучение птиц не только с целью их определения, но и более углубленного. По уровню своему она значительно превосходит имеющиеся у нас в настоящее время руководства и курсы зоологии позвоночных и может быть полезна широкому кругу читателей-зоологов.

Вторая часть книги содержит в себе собственно руководство для определения птиц на расстоянии в природных условиях. Она заключает в себе вводную главу, являющуюся инструкцией для пользования определительными таблицами, и двадцать определительных таблиц. В последних автор пользуется главным образом признаками общего облика и поведения птиц, а также их величины и характера окраски. Таблицы доведены до вида.

Третья часть книги является как бы дополнением ко второй и содержит в себе биологические характеристики важнейших видов птиц, включенных в определительные таблицы. Эти характеристики безусловно облегчают пользование таблицами. Что же касается последних, то они в общем очень удачны и хорошо помогут определять птиц на расстоянии, однако лишь при условии некоторого предварительного знакомства с птицами. Едва ли, однако, можно считать удачной принятую автором систему расположения определительных таблиц (по типу «Каталога птиц Британского музея»): было бы целесообразнее применить получивших у нас широкое распространение «шведский» способ составления таблиц.

Книга А. Н. Промптова, таким образом, вполне удачно разрешает стоявшую перед автором задачу и является отличным пособием для различных категорий исследователей природы. Положительной чертой ее является простота и живость изложения.

Отметим, однако, и некоторые недостатки. Рисунки не все удачны. Воспроизведение таблиц в красках оставляет желать много лучшего. Попадаются опечатки. В изложении местами попадаются шероховатости: на стр. 17 вместо подвида или географической расы введен термин «разновидность»; на стр. 19 «перья головы... образуют признаки»; на стр. 21 указано, что окраска оперения «не отличается яркостью, но подвергается значительным возрастным изменениям»; на стр. 22 «раздрабливают» вместо «раздробляют» и т. д. Некоторые характеристики групп могли бы быть уточнены в деталях. Например, в отряде аистовых не только ибисы имеют загнутый клюв (стр. 19). Для характеристики гусиных очень важно не только строение клюва, но и языка (стр. 21). Нельзя безоговорочно отмечать, что куриные не подвержены резким сезонным изменениям (род Lagopus). Не все лебеди изгибают тело (стр. 21). Рябки в СССР водятся не только в Средней Азии, но и в Закавказье (стр. 22). Кукушек в Европейской части Союза не один вид, а два, хотя Cuculus intermedius и редок (стр. 22). Не вполне точно передается взгляд Гомейера на причину перелетов (стр. 31) и переоценено значение четвертичных оледенений в этом вопросе, поскольку миграции птиц, повидимому, были и в третичное время и поскольку они существуют в настоящее время в тропической и субтропической зоне. При изложении биологии размножения следовало бы подробнее изложить теорию «гнездовой территории», являющуюся едва ли не важнейшей стороной этого вопроса; в частности, этот вопрос следовало бы, быть может, затронуть и при объяснении явлений так называемого «полового отбора». Не вполне точно указаны сроки пауз между откладкой яиц и сроки насиживания (стр. 40—41). Не все выводковые птенцы сразу могут доставать себе пищу. Для характеристики «птенцовых» едва ли не интереснейшим фактом надо считать отсутствие у вышедших из яйца птенчиков постоянной температуры тела. Неудачен термин «опахало» в применении к оперению лица у сов. Не хороши названия частей оперения на стр. 155: «ожерелье», «ошейник», «манишка». Anthus cervinus в Европейской части СССР распространен не только на Кольском полуострове (стр. 328). Ястребы не бьют добычу, а хватают (стр. 286). Есть и еще известное число дефектов подобного рода: с точки зрения новейших систематических данных едва ли можно объединять в один отряд стрижей и козодоев, гагар и поганок. Приведенная в конце книги библиография несколько неполна. Эти немногие недостатки, легко устранимые при переиздании книги, которое, несомненно, понадобится, отнюдь не отнимают у работы А Н. Промптова ее несомненных и крупных положительных достоинств.

Г. Дементьев

Г. П. Дементьев. Воробьиные. С. А. Бутурлин и Г. П. Дементьев. Полный определитель птиц СССР, т. IV. Всес. коопер. объедин. изд-во (КОИЗ), М.—Л., 1937.

Рецензируемая книга представляет собой IV том «Полного определителя птиц СССР», который начал выходить в 1934 г. Настоящим выпуском оканчивается систематическое описание птиц Союза и пятый выпуск должен быть посвящен общему очерку птиц Союза, биологии, хозяйственному значению, географическому распространению, наставлениям для самостоятельных работ и т. п.

Вышедшие тома представляют собой законченное целое и, бесспорно, основную часть труда. Совершенно естественно поэтому напрашивается несколько общих замечаний. По птицам Союза в течение более 100 лет деятельнейшим образом работало много и полевых, и кабинетных ученых. Они поставили русскую орнитологию на высокую ступень и завоевали ей почетное место. Птицы Союза к двадцатым годам текущего века оказались изученными достаточно хорошо и лучше, чем какая-либо другая группа. Вместе с тем в одном отношении нашей орнитологии все время положительно не везло: все попытки создать сводку по всей России кончались неудачей. После Палласа, Двигубского и Кесслера подобные работы предпринимали такие крупнейшие авторитеты, как М. Н. Богданов (Conspectus avium Imperii Rossici), Ф. Д. Плеске (Ornithographia roseica), М. А. Мензбир (Птицы России, 3-е изд., 1918), но дело не двигалось дальше первых выпусков. «Фауна России», по своей идее коллективный труд, тоже осталась незаконченной. Русским орнитологам приходилось пользоваться сводкой E. Hartert по палеарктической фауне. Едва ли нужно говорить о том, насколько это мешало развитию орнитологических исследований. Сейчас, с выходом в свет IV тома «Определителя птиц СССР», мы с удовлетворением отмечаем появление действительно полного и притом критического списка птиц Союза. Можно с уверенностью заявить, что это сочинение сыграет большую роль в дальнейшем развитии нашей орнитологии, и авторы, представители двух поколений русских орнитологов, выполнили важную миссию. Те возражения, ко-

торые могут быть сделаны по частным и некоторым общим вопросам, ни в какой мере не снижают высокой заслуги составителей. Ее особенно оценят и уже оценили все те, которые оторваны от музеев и библиотек Москвы и Ленинграда и в самых отдаленных местностях Союза интенсивно работают по изучению родной природы. Ценность такой работы по столь хорошо изученной группе, как птицы, для самых разнообразных специальных, например, зоогеографических, целей не требует особых пояснений. Мы можем констатировать значительное обогащение нашей общей зоологической литературы. Необходимо подчеркнуть несомненную заслугу издательства, которое предприняло это достаточно сложное многотомное издание и уверенно доводит его до конца.

Что касается непосредственно рецензируемого тома, то он представляет несколько особый интерес и значение в связи с тем, что в нем описана наиболее богатая и наиболее трудная группа, именно воробьиные. В пределах Союза она представлена приблизительно 700 формами (подвидами), что составляет около половины всех наших птиц. Таким образом, по содержанию IV том приблизительно равен трем первым. Нужно также отметить, что по воробьиным до настоящего времени еще не появлялось обобщающих работ и в этом томе мы встречаем много материала, нигде, кроме как на страницах узко специальных изданий, не фигурировавшего, а в значительной части и вообще оригинального.

Книга построена по тому же принципу, как и предыдущие тома. Систематическую часть открывает общая таблица для определения семейств, для каждого семейства дана краткая характеристика, определительные таблицы родов и их характеристики и таблицы для определения видов; в отдельных случаях в последние включены и подвиды. Описания видов (не считая монотипических) в этом томе отсутствуют, и более подробные сведения приведены относительно географических форм. Здесь даны русское и латинское названия, основная синонимика (без парциальных и «литературных» синонимов), краткое описание или характерные признаки, географическое распространение, иногда несколько слов систематических замечаний. Систематической части работы предпослан общий очерк отряда, касающийся как системы и морфологии, так и биологии.

Одним из главных общего характера достоинств тома, которые мы склонны поставить на первое место, есть последовательное проведение широкого толкования объема вида. Вторая и очень важная положительная черта книги — это почти всюду ясно видимый строго критический подход к подвидовым формам. Это привело к значительному сокращению числа географических рас. Здесь, следовательно, мы отмечаем расширенное толкование и этого понятия, что в известной мере связано с расширенным толкованием вида. Автор склонен признавать и отмечать лишь более или менее четко определившиеся формы и сделал, таким образом, картину географической изменчивости более наглядной. Благодаря этому общие закономерности выступают яснее. Такой подход надо приветствовать. Ни для кого не секрет, что в «период бури и натиска» орнитологической систематики не всегда энтузиазм сопровождался кропотливым исследованием и в результате создалось в значительной степени преувеличенное представление о масштабах географической изменчивости и оказалась недооцененной изменчивость индивидуальная. Сокращение числа подвидов, несомненно, важная положительная черта книги, так как в русской литературе подобная тенденция проводилась лишь в работах частного рода и узко специальных. Они, в конце концов, мало содействовали популяризации этого очень плодотворного со многих точек зрения пути современной систематики. В этом смысле очень полезны те общие замечания об относительности границы между видом и подвидом, данные во введении, а главное указание в тексте на ряд конкретных «промежуточных» случаев. Этим удачно подчеркивается эволюционная идея, самый процесс видообразования.

Если оценить с точки зрения трактовки вида и подвида все издание в целом, то, к сожалению, приходится отметить существенные различия между разными частями его. Все группы, кроме воробьиных, хищных и сов, написанные С. А. Бутурлиным, изложены как раз в разрезе узкого толкования вида и для них принята широкая географическая изменчивость. В основе этого различия лежит разница во взглядах обоих авторов по принципиальному вопросу, в значительной мере спорному, и вопрос в данном случае не в том, чья точка зрения лучше. Думается, что авторы именно в таком издании должны были бы выработать какую-то общую схему. При теперешнем положении не для специалиста-орнитолога с достаточно широким кругозором едва ли разрешим хотя бы такой простой вопрос: сколько же видов птиц в нашей фауне? Было бы весьма полезно, если бы авторы в V томе дали комбинированный сухой каталог фауны или два параллельных списка видов и подвидов, соответствующие взглядам каждого из составителей.

Возвращаясь к составлению IV тома, нужно заметить, что если в смысле объема видов автор, в сущности, всюду строго принципиален, то относительно числа подвидов он не всегда последователен. В некоторых случаях принята географическая изменчивость, повидимому, больше действительной. Это можно предположить относительно клестов (см. последнюю монографию Griscom,

1937), желтых трясогузок, варакушек, настоящих сорок и кукш. Сомнительны и отдельные расы в других видах, например, такие, как Podoces panderi iliensis, крымская сойка, которая, вероятно, идентична с кавказской, и некоторые другие подвиды. Такие случаи, впрочем, не могут быть поставлены в упрек автору, поскольку материал чрезвычайно велик, ряд вопросов еще вообще совершенно неясен (географическая изменчивость ремезов, некоторых сорокопутов), а другие спорны. Можно также спорить относительно допустимости выделения отдельных подвидов только по преобладанию определенного личного типа окраски при отсутствии иных признаков (Hirundo sustica erythrogastra).

Из отдельных упущений частью технического рода можно отметить, что Lanius excubitor aucheri едва ли следует вводить в фауну Союза. Приводя для нашей фауны американскую ласточку (Hir. rustica erythrogastra), автор указывает, что «другие формы водятся в Северной Америке» (стр. 298), тогда как там водится именно названная форма касатки. Для Phylloscopus sibilator первое описание приведено под названием sibikatrix. Не отмечена интересная особенность в распространении двух подвидов краснозобого дрозда (ruficollis и atrogularis), которые встречаются, например, на Алтае, вместе, но в разных зонах (в других случаях это указано). В описании Melanocorypha bimaculata пропущено географическое распространение; некоторые формы (уссурийский полевой жаворонок, енисейский князек) приписаны лишь одному из двух авторов, описавших каждую из этих форм. В общем очерке отряда, который очень хорош, хотя и короток, желательно было бы указать, что у птенцов температура тела не постоянна. Было бы очень полезно при каждом виде кратко упомянуть о биотопе, с которым он связан. Этого не сделано и применительно к некоторым группам, хотя вообще характеристики их хороши тем, что в них наравне с морфологическими признаками даны и географические, и биологические. Некоторые определительные таблицы громоздки (пеночки, овсянки) и их для удобства пользования, может быть, лучше было бы разбить. Неудобно также, что тому не предпослана таблица для определения отрядов. Ее следовало повторять в каждом выпуске. Начинающему натуралисту-любителю совсем нетрудно причислить стрижа к ласточкам, а сизоворонку — к врановым... Странным образом — и это серьезное упущение в издании в целом — указанного основного ключа нет и в предыдущих томах. Нельзя не отметить и одного стилистического недостатка всего издания, именно транскрипции латинских названий русскими буквами «енанте» (Oenanthe), да и все другие этого рода производят странное впечатление и едва ли нужны. Не лучше ли было бы дать к каждому тому латинскую азбуку с краткими заметками о произношении. Это, кроме всего, сэкономило бы много места и трудов по набору.

Возвращаясь к разбираемому тому, можно еще указать на неудобную систему нумерации подвидов, но не видов. Это создает ряд помех при пользовании книгой, особенно если принять во внимание, что в предыдущих томах проведена нумерация видов. Принципиальные соображения в пользу этого не так уже важны и бесспорны, чтобы из-за них в одном томе издания, предназначенного также и для весьма широкого круга читателей, стоило менять систему, проведенную в трех других. В крайнем случае можно было применить двойную нумерацию. В стилистическом отношении «воробьиные» составлены образцово. Язык прост, ясен и точен и предельно сжат. Автор сумел на 327 страницах изложить описание 700 форм, включая общие очерки и характеристики групп и дать краткие списки новейшей литературы по отдельным группам. В этом отношении автора можно, пожалуй, упрекнуть лишь в употреблении чуждых духу языка «русских» названий птиц вроде «овсянка Бьюкенена», «овсянка Стьюарта», «амурский сверчок Палласа». Для этих форм надо создать другие наименования.

В заключение мы можем с полным правом сказать, что указанные промахи и неточности представляют собой частности и совершенно неизбежны в работе столь обширного объема. При крайней сложности и запутанности вопросов географической изменчивости птиц найдутся, конечно, и другие пункты, которые желательно исправить. Вместе с тем совершенно несомненные высокие достоинства этой книги встают во весь рост при первом же ознакомлении с ней. Можно быть уверенным, что это капитальное сочинение получит везде полное признание и высокую оценку. Оно будет необходимым пособием и руководством и для специалистов, и для любителей. В истории русской орнитологии первая монография всех наших воробьиных птиц займет достойное место не только потому, что она первая и является частью первой монографии всех наших птиц, но также и потому, что она сделана на весьма высоком уровне.

Что касается внешности книги, то IV том издан гораздо лучше первых трех. Лучше бумага, меньше опечаток, доброкачественнее переплет. Цветные таблицы воспроизведены все еще плохо, но во всяком случае представляют собой большой шаг вперед по сравнению с приложенными к предыдущим выпускам. Черные схематические рисунки исполнены заметно лучше и точнее, чем в предыдущих томах.

В. Гептнер

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Институт зоологии МГУ. Тел. 1-57-21

Цена 5 руб.